Histogenetische und organogenetische Prozesse bei der Regeneration polychaeter Anneliden

I. Regeneration des Vorderendes von Diopatra amboinensis Aud. et M. Edw.

(Mit 66 Textabbildungen und 2 Tafeln)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Otto Pflugfelder
aus Rappoltshofen

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1928

Histogenetische und organogenetische Prozesse bei der Regeneration polychaeter Anneliden

I. Regeneration des Vorderendes von Diopatra amboinensis Aud. et M. Edw.

(Mit 66 Textabbildungen und 2 Tafeln)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Otto Pflugfelder
aus Rappoltshofen

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1928

Von der Fakultät angenommen den 2. November 1928
Referent: Prof. Dr. W. J. Harms

Inhalt.

Seite

Einleitung 122

A. Körperbau und Lebensweise von *Diopatra amboinensis* Aud. u. M. Edw. 123

I. Morphologisches 123

II. Anatomie und Histologie 126

1. Integument 126

2. Muskulatur 129

3. Darmtraktus 131

4. Blutgefäßsystem 133

5. Cölom 135

6. Nervensystem 136

7. Wohnröhre 137

III. Biologisches 138

B. Regeneration 139

I. Morphogenese 141

II. Histogenese 154

1. Wundverschluß, Anfänge der Regeneration 154

2. Nervensystem 162

3. Muskulatur 170

4. Cölom und Gefäßsystem 175

III. Organogenese 182

1. Tentakel 182

Seite
2. Parapodien 191
3. Kiemen 200
4. Kiefersack 201
Zusammenfassung 205
Literaturübersicht 207
Tafelerklärung 210

Einleitung.

Die bisher über Regeneration bei Polychäten veröffentlichten Arbeiten wurden vor allem unter zwei Gesichtspunkten ausgeführt: Eine Reihe von Untersuchungen sollte zur Klärung der Keimblätterfrage beitragen — die Frage nach der Herkunft des Regenerationsmaterials, vor allem die Bildung des Mesoderms und seiner Derivate spielten dabei eine dominierende Rolle; eine andere Reihe von Arbeiten befaßt sich mit der Regenerationsfähigkeit bestimmter Polychäten im allgemeinen und derjenigen verschiedener Körperregionen im besonderen. Die histologischen Vorgänge bleiben bei den letztgenannten Arbeiten meist unberücksichtigt. Bei den unter dem ersten Gesichtspunkt ausgeführten Arbeiten werden Histogenese und Organogenese nur in dem Maße studiert, als das zur Lösung des genannten Fragenkomplexes nötig ist. Oft handelt es sich nur um ganz allgemein gehaltene Bemerkungen. Doch erscheint mir gerade ein gründliches Studium dieser Prozesse als unentbehrliche Grundlage kausalanalytischer Forschung. Bei der großen Formenmannigfaltigkeit und erstaunlichen Regenerationsfähigkeit vieler Vertreter, stellen die Polychäten auch in dieser Hinsicht sehr geeignete Forschungeobjekte dar.

Ich machte mir zur Aufgabe, bei verschiedenen Polychäten die histogenetischen und organogenetischen Vorgänge bei der Regeneration zu studieren, um mir dadurch die für kausalanalytische Experimente nötigen Grundlagen zu schaffen.

Herr Prof. Harms hatte die Freundlichkeit, mir für den vorliegenden ersten Teil meiner Arbeit ein sehr umfangreiches Material zur Verfügung zu stellen. Es handelt sich um drei *Diopatra*-Arten. Zu Regenerationsversuchen wurde hauptsächlich eine *Diopatra amboinensis* Aud. et M. Edw. sehr nahestehende Art verwandt. Ich beschreibe die vorliegende von der Nordküste von Java (Batavia) stammende Form zunächst als Variation von *Diopatra amboinensis*. Eine eingehendere systematische Bearbeitung der *Diopatra*-Arten der ostindischen Inselwelt wird zu gegebener Zeit folgen, da mir eine solche Bearbeitung zur Beantwortung verschiedener Fragen notwendig erscheint.

Da für das Verständnis der regenerativen Vorgänge die Kenntnis der morphologischen, anatomischen und biologischen Verhältnisse nötig ist, werde ich meinem eigentlichen Thema eine kurze Beschreibung dieser Verhältnisse vorausschicken.

A. Körperbau und Lebensweise von Diopatra amboinensis.

I. Äußere Morphologie.

Die Tiere erreichen eine durchschnittliche Länge von 45 mm und eine Breite (exklusiv Parapodien) von 3 mm.

Am Körper von *Diopatra* lassen sich zwanglos folgende Teile unterscheiden: Kopf, Thorax, Abdomen mit Pygidium.

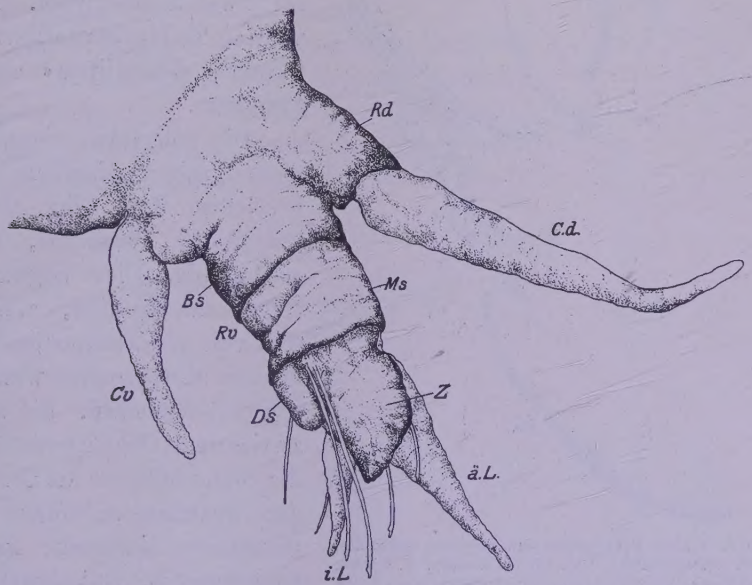

Abb. 1. Linkes Parapodium des zweiten Thorakalsegments, von vorn gesehen. *Bs* Basalstück, *Ms* Mittelstück des Parapodiums, *Ds* distales Stück, *C.d.* Cirrus dorsalis, *C.v.* Cirrus ventralis, *i. L.* innere »Lippe«, *ä. L.* äußere »Lippe«, *R.d.* Ramus dorsalis, *R.v.* Ramus ventralis, *Z.* »Zunge«. Nach Totalpräparat. Susafixierung. LEITZ, Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 52×.

Der Kopf ist deutlich abgesetzt; er stellt eine halbkugelige Kapsel dar und trägt fünf Tentakel — einen medianen unpaaren und zwei Paar laterale. Jeder dieser Tentakel besteht aus geringeltem Basalteil und ungegliederter Geißel. Die Zahl der Ringel ist konstant; sie beträgt bei dem medianen unpaaren Tentakel (T_1) 11, dem nächsten (T_2) 13 und bei dem vordersten (T_3) 10 (vgl. Abb. 25). Am längsten ist T_2, zurückgelegt reicht dieser Tentakel bis zum 11., während T_1 nur bis zum 10., T_3 dagegen nur bis zum 5. Segment reicht (Formol- und Susafixierung ergaben

in dieser Hinsicht übereinstimmende Resultate). Die Basalteile der genannten fünf Tentakel bilden ein Fünfeck; die vordere Seite dieses Fünfecks wird durch zwei kleinere, ungegliederte Tentakel, die sogenannten Stummelfühler (EHLERS) gebildet. Diese sind länglich-birnförmig und erreichen die Länge der Basalglieder der fünf großen Tentakel. Ventral am Kopf befindet sich ein großes Palpenpaar. Dieses bildet die vordere Umgrenzung des Mundes.

Abb. 2. Linkes Parapodium des zwölften Segments. *B.pl.* »Bauchplatte«, *C.d.* Cirrus dorsalis, *K.* Kieme, *Z.* »Zunge«. Nach Totalpräparat. Susafixierung. LEITZ Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 52×.

Die ventrale, hintere Begrenzung des Mundes bildet das 1. Segment. Dieses ist gliedmaßenlos. Es trägt dorsal zwei Fühlercirren. Der ventrale Teil ist als halbmondförmige »Unterlippe« etwas abgesetzt.

Die folgenden vier Segmente zeigen ziemlich einheitlichen Bau. Ihr Querschnitt ist hochoval, fast kreisförmig. Diese Segmente tragen Parapodien, welche sich von den Parapodien der übrigen Körperregion wesentlich unterscheiden. Sie sind zu richtigen Gehextremitäten, die man vielleicht als Urform der Spaltfußextremität der Crustaceen auffassen kann, umgewandelt. Voll entwickelt ist nur der ventrale Ramus (Abb. 1 *Rv*), während der dorsale Ramus rudimentär ist und gemeinhin als Cirrus dorsalis (*C.d*) bezeichnet wird). Nach meiner Ansicht handelt es sich nicht bloß um eine Cirre, zumal sie durch eine Borste gestützt und durch Muskulatur beweglich ist. Schon äußerlich zeigt eine solche Cirre weiterhin eine Gliederung in einen proximalen Basalteil (*Rd*) und einen distalen Sinnesteil (*C.d*). Der Hauptast des Parapodiums zeigt deutlich eine Gliederung in folgende Teile: Ein proximales Basalstück (*Bs*), ein Mittelstück (*Ms*), das zum Teil fernrohrartig in das Basalstück eingezogen werden kann, und endlich ein distales Stück (*Ds*), dem eine größere, äußere (*ä.L*) (dorsale) und eine kleinere, innere (*i.L*) (ventrale) »Lippe«

aufsitzt. Die sogenannte Zunge ist nicht in dem Maße wie die »Lippen« ein selbständiges Gebilde, sondern das Endglied des Parapodienastes. Der Ramus ventralis (*Rv*) des Parapodiums besitzt in hohem Maße, wie die Abb. 1 zeigt, Spaltfußcharakter — die beiden Lippen könnten dabei als Exo- und Endopodit aufgefaßt werden, im Gegensatz zu der herrschenden Auffassung, nach welcher der Exopodit dem Ramus dorsalis, der Endopodit dem Ramus ventralis zu homologisieren ist. Ich hoffe auf diese Frage an anderer Stelle ausführlicher eingehen zu können. Ventral befindet sich am Basalteil des Parapodiums ein Ventralcirrus, der hauptsächlich Sinnesfunktion hat.

Vom 6. Segment ab (das auf den Kopf folgende, gliedmaßenlose als 1. Segment gezählt) treten Kiemen auf. Diese sind spiralig gebaut, wie das für die Gattung *Diopatra* charakteristisch ist. Der Dorsalcirrus ist ziemlich weit am Basal-

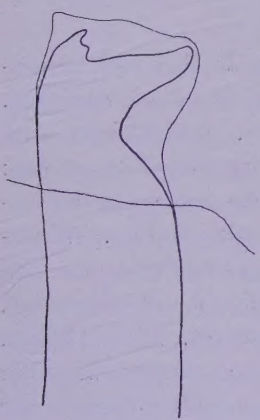

Abb. 3.

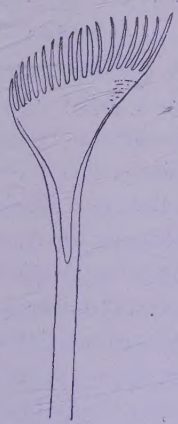

Abb. 4.

Abb. 5.

Abb. 3—5. Borsten der Parapodien des zwölften Segments. LEITZ Obj. 7, Oc. 3. Vergr. 565×.

teil der Kiemen hinaufgerückt. Distal von der Ansatzstelle des Cirrus dorsalis ist der Kiemenschaft geringelt. Weiter distal sitzen die Kiemenfilamente in der typischen spiraligen Anordnung. Die Parapodien des 6. und 7. Segments sind wesentlich kleiner als die des 2.—5. Segments. Besonders gilt das für das fast rudimentäre Parapodienpaar des 7. Segments, doch ist die Form dieselbe.

Vom 8. Segment ab tragen die Parapodien ganz andern Charakter (vgl. die Abb. 2). Während die Parapodien des 2.—7. Segments fast senkrecht gestellt sind, zeigen die der folgenden Segmente horizontale Orientierung. Oft stehen sie schräg nach oben. Auch der Bau ist ein ganz andrer: sie sind stumpf-kegelförmig und besitzen nur eine »Zunge« (*Z*); die »Lippen« fehlen. Ebenso fehlt ein Ventralcirrus. Die Stelle des Ventralcirrus wird durch die sogenannten Bauchplatten (*Bpl*) — es sind das schildförmige Platten mit Drüsenausmündungen — eingenommen. Während der Querschnitt des Thorax kreisförmig bis hochoval ist, zeigt das Abdomen querelliptische Form. Auch die Borsten unterscheiden sich in den beiden Körperregionen: in den Parapodien der Thoraxsegmente findet man spießförmige, während in den Parapodien des Abdomens Borsten auftreten, wie sie in den Abb. 3—5 dargestellt sind.

Die Kiemen erreichen im 6. Segment ihren größten Umfang, nehmen dann rasch an Größe ab und werden schließlich im hinteren Teil des Abdomens fadenförmig.

II. Anatomie und Histologie.

1. Integument.

Die Epidermis besteht aus Deckzellen, Drüsenzellen und Sinneszellen. Die Deckzellen haben meist die Form sechseckiger Säulchen. In fast allen sind Faserstrukturen nachzuweisen. Schlußleisten sind sehr schön entwickelt. Drüsenzellen treten in folgenden Formen auf: einmal als gewöhnliche Zellen der Epidermis, die schleimig degenerieren und sich einen Ausfuhrgang durch die Cuticula schaffen. Weiterhin findet man seröse Drüsenzellen; diese sind wesentlich schlanker und enthalten ein körniges Secret. Sie besitzen ebenfalls einen Ausfuhrgang, der als einfache Durchbrechung der Cuticula erscheint. Diese Drüsen, sowohl die mucösen als auch die serösen, sind einfach als umgewandelte Ectodermzellen aufzufassen, sie behalten daher auch ihre Lage in der Epidermis bei.

Anders verhält es sich mit den Drüsen der sogenannten Bauchplatten. Diese sind weit ins Innere des Körpers verlagert und besitzen lange, feine Ausfuhrkanäle. Man kann leicht zwei verschiedene Drüsenarten unterscheiden (Abb. 6), einmal solche (*a*) mit kugeligem Zellkörper, dessen Inhalt sich mit basischen Farbstoffen stark färbt, sie besitzen einen Ausfuhrgang, dessen Länge den Durchmesser des Zellkörpers ums Mehrfache übertrifft. Zwischen diesen Ausfuhrkanälen findet man Drüsen andrer Art (*b*), letztere färbten sich mit keinem

der gebräuchlichen Färbemittel. Lediglich der sehr feine Ausfuhrgang ist darstellbar. Auf älteren Präparaten erhält der Inhalt dieser Drüsenzellen goldgelbe Farbe.

Überall im Ectoderm verstreut finden sich Sinneszellen und freie Nervenendigungen. Die Sinneszellen besitzen fünf bis acht feine cilienförmige Fortsätze, die je einem Basalkorn aufsitzen und die Cuticula durchbrechen. Das Plasma färbt sich mit basischen Farbstoffen stark und ist anscheinend von zähflüssiger Konsistenz. In ihrem proximalen Teil ist ein Fibrillenbündel erkennbar, welches die Verbindung mit dem Centralnervensystem herstellt. Besonders zahlreich finden sich Sinneszellen in den Palpen, Cirren der Parapodien und in den Fühlercirren. Sie sind alle nach demselben Prinzip gebaut. Bemerkenswert ist, daß sich die Sinneszellen, sowie die freien Nervenendigungen in unmittelbarer Nähe von Drüsenzellen befinden. Oft kann man feststellen, daß die die Cuticula durchbrechenden cilienähnlichen Fortsätze der Sinneszellen in ihrem basalen Teil in Drüsensecret eingehüllt sind. Die freien Nervenendigungen legen sich meist unmittelbar den blasig aufgetriebenen mucösen Drüsen an. Sie endigen neben der Drüsenöffnung auf einer knopfartigen Erhöhung der Cuticula mit einem sich stark mit Eisenhämatoxylin färbenden Korn.

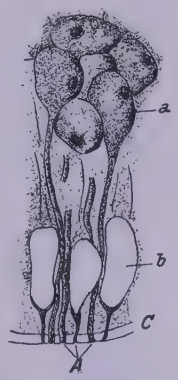

Abb. 6. Drüsenzellen der »Bauchplatten«. *A*. Ausfuhrgänge der Drüsenzellen a und b, *C* Cuticula. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1152×.

Nach ganz anderem Prinzip sind die Zellen des Nuchalorgans gebaut (Abb. 7), die ja meist als Sinneszellen aufgefaßt werden. Bezüglich der verschiedenen Auffassungen über dieses Organ verweise ich auf Eisig, »Die Capitelliden des Golfs von Neapel«. Die Nuchalorgane liegen dorsolateral als flache Einsenkungen hinter dem Tentakelpaar T_2. Die einzelnen Zellen der Nuchalorgane haben Zylindergestalt, die Kerne sind länglich-oval. Jede Zelle besitzt acht bis zehn ziemlich lange Cilien, die die Cuticula durchbrechen. Sie stehen auf Basalkörnern (Abb. 7 *Bk*). Jede Cilie setzt sich ins Zellplasma mit starker Fibrille fort. Sämtliche Fibrillen einer Zelle vereinigen sich basal zu einem Fibrillenbündel (Abb. 7 *Fb*).

Die Epidermis ist allenthalben durch eine starke Cuticula geschützt. Diese besteht aus zwei Schichten: einem homogenen Oberhäutchen und der Hauptschicht. Das Oberhäutchen zeigt keinerlei Struktur, die Hauptschicht zeigt, wenn man sie erst mit 1/3 Alkohol

maceriert und mit feinen Nadeln vorsichtig zerzupft, faserigen Bau. Die Fasern verlaufen anscheinend ziemlich regellos, doch scheinen Richtungen parallel und senkrecht zur Oberfläche bevorzugt zu sein.

Einer besonderen Besprechung bedarf das Epithel der Tentakelgeißel. Die Epidermiszellen derselben sind im Querschnitt und Längsschnitt rechteckig und besitzen außerordentlich regelmäßige Anordnung. Sie sind zu Ringen angeordnet und jede Zelle hat fast dieselbe Größe wie die andre, nur gegen die Spitze zu werden sie etwas kleiner. Dieses Kleinerwerden aber erfolgt streng proportional. Ähnlich regelmäßige Anordnung besitzen die Zellen in Beziehung zu Zellen andrer Ringe. So entstehen auf der Geißel Längsreihen von Zellen. Muskulatur fehlt der Tentakelgeißel, ebenso fehlen Blutgefäße, die eventuell durch Druck die Geißel steifhalten könnten. Dafür erfolgt eine Versteifung in ganz eigenartiger Weise: Jeder Zellenring bildet auf seiner proximalen und distalen Fläche einen fibrillären Ring aus, wie das die Abb. 1 *rf.V*$_1$ und *rf.V*$_2$, Taf. I zeigt. Es sind in Abb. 1 zwei solcher Ringe abgebildet, zwischen denen die sie ausscheidenden Epithelzellen liegen. Die Zellgrenzen (*Zgr*) treten auf den Ringen bei guter Eisenhämatoxylinfärbung besonders klar hervor. Die Regelmäßigkeit der Zellanordnung wird durch die eingeschalteten Sinnesknospen nur wenig gestört. Diese nehmen keinen größeren Raum ein als gewöhnliche Zellen. Die Cuticula (*C*) ist über jeder Sinnesknospe etwas erhöht und verdünnt. Gestützt wird diese kuppelartige Erhöhung durch Stützzellen (*Stz*), die an ihrer Außenseite je eine cuticuläre Versteifung zustande bringen. Die Sinneszelle selbst besitzt schlanken Bau, wimperartige Fortsätze, die auf Basalkörpern aufsitzen, durchdringen die Cuticula. Der Kern ist verhältnismäßig klein und besitzt länglich-ovale Gestalt. Die Sinneszelle sendet einen fibrillären Fortsatz (*n.F*) zum nervösen Centralcylinder des Tentakels. Eingehüllt ist dieser Fortsatz von Stützfasern (*Stf*), die eine weitere Verfestigung bedingen. Die Sinnesknospen sind sehr regelmäßig angeordnet, meist treten sie auf einem Querschnitt (Abb. 8) in Achtzahl auf. Von jeder Knospe geht ein Stützbalken (*St*) zum Centralcylinder (*C*). Die Stützfasern der einzelnen Balken bilden Bögen (*B*), wodurch die Sinnesknospen (*SK*) miteinander verbunden werden. Man erhält so ein außerordentlich

Abb. 7. Zwei Zellen des Nuchalorgans. *B* Basalmembran, *B.k.* Basalkörner, *C.* Cuticula, *Fb* Fibrillenbündel. »Flemming«, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 5. Vergr. 1264 ×.

regelmäßiges Bild. Zwischen den Speichen des radähnlichen Querschnitts zeigt die Abb. 1, Taf. I die Querschnitte von Neurilemm und von Stützfasern, außerdem Querschnitte von zelligen Elementen, die wohl der Ernährung dienen. Diese Zellen stehen untereinander in Verbindung. Es gelang mir, nachzuweisen, daß die ganze Zellkette einem Blutgefäß der Tentakelbasis aufsitzt. Da keinerlei Blutgefäße in die Geißel hineingehen, ist anzunehmen, daß die Zellketten ernährende Funktion haben. Zu jeder Sinnesknospe gehört mindestens eine seröse Drüse (Taf. I, Abb. 1 *Dr*), seltener sind es deren zwei.

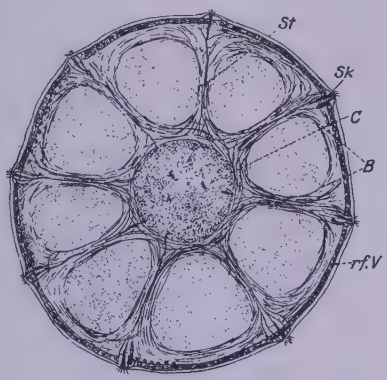

Abb. 8. Tentakel quer. *B.* Bögen aus Stützfasern, *C.* Centralcylinder, *rfV* ringförmige Versteifung der Epidermis, *Sk.* Sinnesknospe, *St.* Stützbalken. LEITZ Obj. 3, Oc. 5. Vergr. 103×.

Als Bildungen des Ectoderms sind noch die Borsten zu besprechen. Was den feineren Bau der Borsten betrifft, kann allgemein gesagt werden, daß sie aus einem Centralcylinder und einem homogenen Mantel bestehen. Der Centralcylinder setzt sich aus feinen Fibrillen zusammen, die durch eine Zwischensubstanz zusammengehalten werden. Meine Untersuchungen führten mich also zu ähnlichen Ergebnissen, wie sie N. HOLMGREN dargestellt hat. Diese Auffassung weicht von der SCHEPOTIEFFS und C. SCHLIEPERS ab. Für die oben angeführte Auffassung spricht auch die Entwicklung der Borsten bei der Regeneration, wie das weiter unten auszuführen sein wird. Die Borstenmuskulatur sitzt teils am Borstenfollikel an, teils gehen einzelne Fibrillen bis in den homogenen Mantel der Borste, wodurch eine außerordentlich starke Befestigung gewährleistet wird. Die Follikelmuskulatur gehört vor allem dem System der Protractoren der Parapodien an, wie gleich weiter auszuführen sein wird.

2. Muskulatur.

Der Hautmuskelschlauch besteht aus vier getrennten, mächtigen Längsmuskelbündeln. Die Ringmuskulatur ist verhältnismäßig schwach entwickelt. Stärkere Entwicklung zeigt die Ringmuskulatur, wo sie zu den Parapodien in Beziehung tritt. So leiten sich die Adductoren und Levatoren der Parapodien (Abb. 9) von der Ringmuskulatur ab. Die Retraktion des Parapodiums erfolgt bei gleichzeitiger Kontraktion

der Levatoren und des Retractors, der dorsal vom ventralen Längsmuskelstamm über der Bauchmark wegzieht. Als Antagonisten zu diesen Muskeln wirken die Follikelmuskeln.

Außer diesen Muskeln kommt jedem Segment eine Transversal- und Dorsoventralmuskulatur zu.

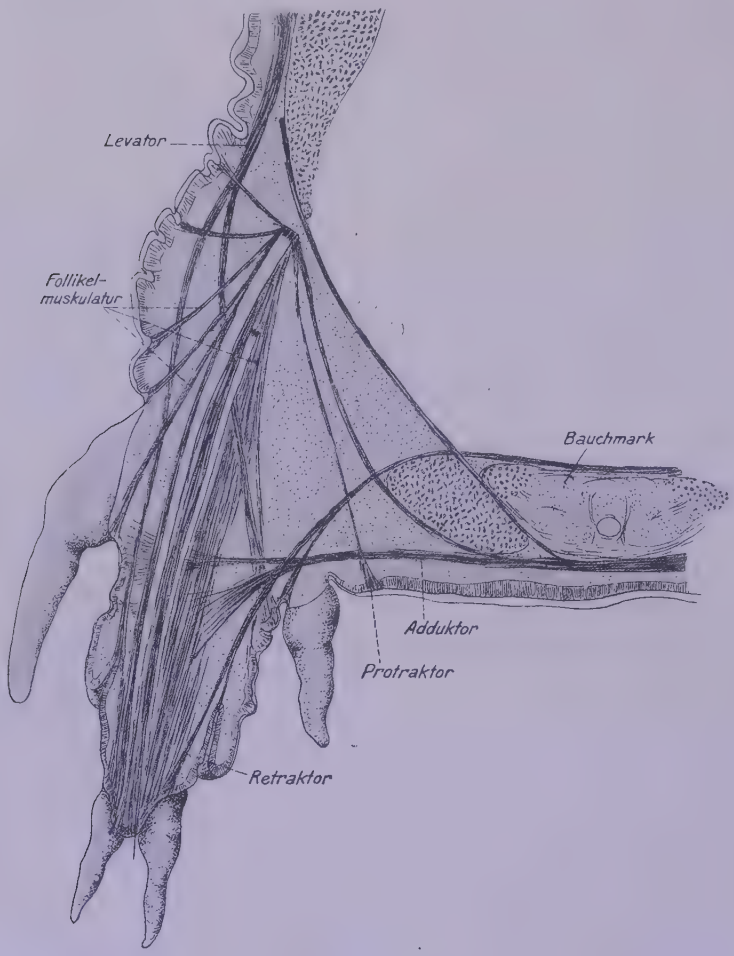

Abb. 9. Längsschnitt durch ein Parapodium des Thorax. Susa. MALLORY. LEITZ, Obj. 3, Oc. 3. Vergr. 112×.

Gänzlich losgelöst vom übrigen Muskelsystem sind die die Tentakel bewegenden Muskeln. Ich bemerkte schon, daß nur dem Basalteil der Tentakel Muskulatur zukommt. Diese ist proximal an der Hirnkapsel befestigt (Abb. 51 *Jk*), distal sitzt sie mittels epithelialer Sehne der Cuti-

cula an der Geißelbasis (Abb. 51 *Jg*) an. Außerdem inserieren einzelne kleine Muskelstränge an den einzelnen Ringeln des Tentakelbasalteils, ebenfalls mit epithelialer Sehne (*F*). Auf diese Weise wird eine große Bewegungsmöglichkeit der Tentakel gewährleistet, obgleich die Tentakelgeißel an sich unbeweglich erscheint, da ihr jede Muskulatur abgeht. Die Stützfasern (*Stz*) der Tentakelbasis wirken als Antagonisten zu den Muskeln des geringelten Basalteils der Tentakel.

Wir müssen nun noch kurz auf den feineren histologischen Bau der Muskulatur zu sprechen kommen. Die Muskelfasern zeigen bündelförmige Anordnung. Eine Abgrenzung der Muskelbündel wird durch intermuskuläres Bindegewebe bedingt. Es sind das also ähnliche Verhältnisse wie sie E. Rhode bei *Lumbricus olidus*, *Polynoe*, *Eunice* und *Chaetopterus* beobachtet hat. Die einzelnen Muskelfasern haben die Gestalt von Platten; in diesen zeigen die Muskelfibrillen rinnenförmige Anordnung (Taf. II, Abb. 7). Der Kern liegt in einem Plasmabezirk an der offenen Seite der Rinne. Bemerkenswert ist, daß einzelne Muskelzüge der Kiefermuskulatur eine andre Lage des Kerns aufweisen, es kommt ihm nämlich hier centrale Lage zu, während die Fibrillen kreisförmige Anordnung zeigen.

3. Der Darmtractus.

Am Darmtractus lassen sich folgende Abschnitte unterscheiden:

a) Kiefersack.
b) Pharynx.
c) Oesophagus.
d) Mitteldarm.
e) Enddarm.

Der Kieferapparat befindet sich in einem blinden Sack, der außerordentlich stark mit Muskulatur versehen ist, die zur Bewegung der auf faltenförmigen Vorsprüngen stehenden Mundwerkzeuge dient. Diese Muskulatur zeigt sehr komplizierte Anordnung. Es würde in diesem Zusammenhang zu weit führen, wollte ich sie in Einzelheiten zur Darstellung bringen. Ich kann auf die Arbeiten von E. Ehlers, F. Eulenstein und K. Heider verweisen. Auch die Mundwerkzeuge weichen in Bau und Anordnung im Prinzip wenig von den von Ehlers und Eulenstein beschriebenen ab. Sie bestehen — nach der Nomenklatur Ehlers' — aus einem Paar Zangen (*Zg*), einem Paar Zähnen (*Z*), einer linken unpaaren Sägeplatte (*S*) und einem Paar Reibplatten (*R*, Abb. 10). Nach der von Grube angewandten Methode ist die Zahnformel $\frac{7}{6}$ 6 $\frac{5}{7}$, was bedeutet, daß der linke Zahn sieben, der rechte

sechs, die unpaare linke Sägeplatte sechs, die linke Reibplatte fünf, die rechte Reibplatte sieben Zähnchen besitzt. Die Zahl der Zähnchen war bei den in großer Zahl untersuchten Tieren auffallend konstant. Diese Eigenschaft kann daher für systematische Zwecke Verwendung finden.

Eine genaue Beschreibung des Unterkiefers von nahverwandten Onuphiden erfolgte durch Eulenstein. Ich habe dem, was Eulenstein über die äußere Morphologie sagt, nichts Neues hinzuzufügen. Zum feineren Bau des Unterkiefers bemerkt Eulenstein: »Eine mit der übrigen Mundhöhlencuticula in unmittelbarer Verbindung stehende Chitinschicht wölbt sich in die Mundhöhle vor und scheint von ihrer Matrix völlig losgelöst. Zwischen Matrix und Chitinschicht liegt eine große Anzahl von Querlamellen, die senkrecht zur Längsachse des Hohlraums stehen. Diese Lamellen sind mit feinen Rippen und Fortsätzen versehen, so daß sie an den Flächen fast ineinander überzugehen scheinen.« Meine Untersuchungen führten mich zu andrer Ansicht, die durch Beobachtung der Genese bei der Regeneration bestätigt wurde. Ich komme daher weiter unten hierauf zu sprechen. Der Muskelansatz erfolgt teils an der Basalmembran der Matrixzellen, teils direkt an den Mundwerkzeugen.

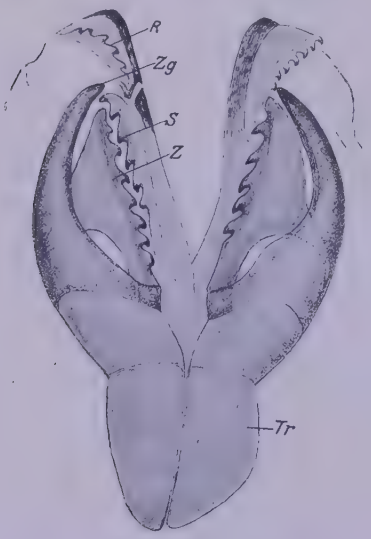

Abb. 10. Oberkieferapparat. *R.* Reibplatte, *S.* Sägeplatte, *Tr.* Träger, *Z.* Zahn, *Zg.* Zange. Leitz, Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

Der Kiefersack steht dorsal mit dem Pharynx in Verbindung. Auch dieser ist stark mit Muskulatur versehen. Seine Wand bildet acht Längsfalten. Pharynx wie auch der sich anschließende Oesophagus besitzen eine starke cuticuläre Auskleidung. Der Oesophagus geht im 14. Segment gänzlich unvermittelt in den Mitteldarm über, dessen cylindrische Zellen Flimmern tragen. Außerdem ist dieser Teil des Verdauungstractus durch großen Drüsenreichtum ausgezeichnet.

Der ectodermale Enddarm ist sehr kurz.

Der Darm besitzt eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskulatur.

4. Das Blutgefäßsystem.

Charakteristisch für die Euniciden ist die Verdoppelung des Dorsalgefäßes. Die beiden Längsstämme sind vollkommen getrennt. Das Ventralgefäß tritt in Einzahl auf und ist vom ventralen Mesenterium umschlossen. Das Bauchgefäß gibt in jedem Segment ein Paar Ventrobranchialia ab, welche durch den Besitz von Klappen ausgezeichnet sind, die ein Rückströmen des Blutes in das Ventralgefäß verhindern. Diese Gefäße geben je ein Intestinale ab, schwellen dann zu Bulbillen mit contractiler Wandung an. Diese besitzen ebenfalls Klappen, die ein Rückfließen des Blutes verhindern. Von hier aus führt ein Gefäß zu den Kiemen. Bemerkenswert ist, daß dieses Gefäß sogar in den Kiemen noch contractile Wandung besitzt. Jedes einzelne Branchialfilament erhält eine Kapillarschlinge. Auch hier besitzt der zuführende Teil contractile Wandung. Die abführenden Kapillaren führen in ein Gefäß des Kiemenstammes, welches in das Dorsobranchiale übergeht. Dieses zeigt in der Nähe des Dorsalgefäßes starke Ringmuskulatur und besitzt Klappen, die etwas in das Dorsalgefäß hineinragen. Das Dorsalgefäß besitzt weiterhin Klappen in den durch die Dissepimente bedingten Einschnürungen (Abb. 40).

Durch die erwähnten Klappen ist die Blutcirculation eindeutig bestimmt. Auf Grund dieser Tatsachen muß ich die Annahme Ehlers', als könnten auch von den dorsalen Stämmen Blutwellen gegen die Ruderfortsätze vordringen, ablehnen.

In der Region des Kiefersacks ist die Anordnung des Gefäßsystems eine andre. Das Bauchgefäß gabelt sich und bildet ein Gefäßnetz um den Kiefersack. An der Gabelungsstelle entspringen in unmittelbarer Nähe des Kiefersacks die zu den Parapodien führenden Gefäße. Die beiden Dorsalgefäße vereinigen sich und geben dann Gefäße zum Kopflappen, Pharynx und Kiefersack ab.

Nach den Beobachtungen von Ehlers ist das Blut der Euniciden frei von Blutkörperchen. Es gelang auch mir nicht, im unverletzten Tiere solche nachzuweisen. Dagegen finden sich Lymphocyten im Blut regenerierender Tiere.

Die Frage nach dem feineren Bau der Blutgefäße ist eins der umstrittensten Gebiete der Annelidenhistologie. Dies mag folgende kurze Übersicht über die diese Frage behandelnden Arbeiten zeigen. Besonders umstritten ist das Vorhandensein bzw. Nichtvorhandensein von Intima und Endothel.

Als erster beschäftigte sich Quatrefages (1850) mit der Frage. Als Untersuchungsobjekt diente ihm *Eunice*. Er stellte zwei Gefäßbestandteile fest:

Eine homogene innere Schicht und eine sich nur bei größeren Gefäßen findende Muskelschicht.

In seinem »Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere« (1851) stellt Leydig eine innere strukturlose »Intima« und eine äußere »Adventitia« fest. Dazwischen liegen Muskelfibrillen. Dieser Ansicht schlossen sich Lankester (1865) und Perrier (1874), Vogt und Young (1888) und Bergh (1900) an.

Von zellulären Strukturen suchte Eberth (1866) die Blutgefäße der Anneliden abzuleiten. Die Zellen wandeln sich nach ihm in kernlose Platten um, deren Umrisse den Zellgrenzen entsprechen.

Durch Versilbern gelang es Power (1878) beim Regenwurm ein Endothel nachzuweisen. Die großen Gefäße besitzen außerdem nach seinen Untersuchungen eine bindegewebige Hülle.

É. Jourdan (1887) bemerkt zur Endothelfrage »d'après ce que j'ai observé chez le *Siphonostome* et aussi en tenant compte de ce que j'ai vu sur les Euniciens on peut admettre que l'appareil vasculaire des Annélides chétopodes est depourvu d'un revêtement endothélial«.

Siphonostoma und *Eunice* dienten neben anderen Polychäten (*Hesione, Pectinaria, Arenicola, Lanice, Amphitrite*) auch Bergh (1900) als Untersuchungsobjekte. Er konnte nirgends ein Endothel feststellen. Dagegen soll nach Fauvel (1897) bei *Spirographis*, nach Brunotte bei *Branchiomma*, nach Schneider bei *Nereis diversicolor* ein Endothel vorkommen. Bei Oligochäten wurde ein solches festgestellt durch Hesse (1893) bei *Stylaria*, *Fridericia*, durch Nusbaum und Rakowski (1897), Johnston (1903) und Gungel (1904) bei *Lumbricus*.

Vejdovsky (1905) stellte bei Oligochäten und Hirudineen ein Vasothel fest, das er vom Darmepithel ableitet. Die Zellen dieses Vasothels vermehren sich kinetisch und bilden so das Endothel. Bei Lumbriciden stellte Vejdovsky fest, daß es keine Leydigsche »Intima« gibt. Die Gefäße zeigen von innen nach außen folgende Schichten: Längsmuskulatur, Ringmuskulatur und Peritoneum. Die Klappenzellen betrachtet er als unipolare Muskelzellen.

Neuere Untersuchungen über die Blutgefäßstruktur der Polychaeten lieferten A. Dyrssen (1912) und H. Federighi (1928). A. Dyrssen dienten vor allem *Siphonostoma diplochaitos, Lagis coreni, Audouinia feligera, Leprea lapidaria, Amphitrite rubra, Cirratulus cirratus* als Untersuchungsmaterial. Sie kommt zu dem Ergebnis, daß ein Endothel bei diesen Formen fehlt, daß die Gefäße im Innern eine bindegewebige Membran aufweisen, welche nur eine Fortsetzung der Grundmembran der Dissepimente darstellt, daß die Gefäßwand mesodermaler Natur ist. Weiterhin stellt Dyrssen fest, daß Coelothelzellen ihre Lobopodien ins Lumen des Gefäßes ausstrecken, um dort zu freiflottierenden Hämocyten zu werden.

Federighi kommt durch seine Untersuchungen bei *Nereis virens* zu folgendem Ergebnis: Das Dorsalgefäß besitzt folgenden Aufbau:

1. zu innerst ein dünnes Endothel,
2. Intima,
3. Muskelzellen.

Dem Ventralgefäß fehlen Endothel und Muskelzellen. Die Capillaren scheinen bloß aus Endothel zu bestehen. Die Intima kann vom Endothel oder von der Adventitia gebildet werden.

Wie aus dieser kurzen Literaturübersicht hervorgeht, handelt es sich hauptsächlich um folgende Fragen:

1. Besteht ein Endothel?
2. Existiert eine Intima?
3. Wie sind diese Gebilde morphologisch zu bewerten?

A. Dyrssen schließt ihre Arbeit mit dem Satz: »doch können nur embryologische Studien in diesen Fragen das entscheidende Wort sprechen.«

Nach meiner Ansicht können nun aber ebensogut Untersuchungen der histogenetischen Vorgänge bei der Regeneration zur Klärung dieser Fragen beitragen. Meine diesbezüglichen Ergebnisse werde ich im 2. Teil der vorliegenden Arbeit zur Darstellung bringen.

5. Cölom.

Die Leibeshöhle von *Diopatra* mag als recht wenig umfangreich bezeichnet werden. In der vorderen Körperregion wird sie durch den Kiefersack fast ganz verdrängt. Das Cölomepithel besteht nur aus einer dünnen Schicht stark abgeplatteter Zellen. Die Dissepimente stellen feine, fasrige Membranen dar, die von eng anliegenden Cölomepithelzellen gebildet werden. Die Dissepimente besitzen Muskulatur und Blutgefäße. Interessant ist die Beziehung zu den Hauptstämmen des Blutgefäßsystems. Wie ich weiter oben ausführte, liegen die dorsalen Gefäße seitlich von dem durch das Zusammenstoßen der rechten und linken Cölomsäcke geschaffenen dorsalen Mesenterien des Darms. Sie sind bindegewebig mit dem Mesenterium verbunden; die Dissepimente werden von diesen Gefäßen gleichsam durchstoßen, wie das in Abb. 40 ersichtlich ist. Das Dissepiment (*D*) ist teils in der Ringmuskulatur (*Rm*) des Blutgefäßes, teils im umgebenden Bindegewebe (*Bg*) verankert. Das Blutgefäß ist von Peritoneum (*P*) umgeben.

Das Ventralgefäß ist vom Mesenterium umschlossen.

Jedes Segment besitzt ein Paar Nephridien, nur im vordersten parapodienlosen Thorakalsegment scheinen sie zu fehlen, während sie in den übrigen Thoraxsegmenten stark reduziert sind. Die Nephridien der Körpersegmente legen sich den Dissepimenten oral dicht an. Sie beginnen mit einem Flimmertrichter; dieser geht allmählich in einen Flimmergang über, welcher dorsoventral verläuft und in die ventral gelegene Sammelblase mündet. Von dieser führt ein gewundener Gang, dessen Zellen bis zur Ausmündungsstelle Flimmern tragen, ventral zwischen den Drüsen der »Bauchplatten« an der Parapodienbasis nach außen.

6. Nervensystem.

Das Gehirn liegt in einer bindegewebigen Kapsel. Es zeigt deutlich drei Teile, die den von Racovitza als Vorderhirn + Palpenganglion, Mittelhirn + Antennenganglion und Hinterhirn + Nuchalganglion beschriebenen drei Teilen des Polychätenhirns homolog sind. Durch das Fehlen von Augen und der dazu gehörigen Augenganglien kommt diese Dreiteilung besonders schön zum Ausdruck.

Alle drei Teile, vor allem aber das Mittelhirn, stehen mit der Epidermis in mehr oder weniger engem Zusammenhang und zwar das Vorderhirn über den Palpen, das Mittelhirn in dem von den Tentakeln umgrenzten Fünfeck, das Hinterhirn vor dem Nuchalorgan. An den übrigen Stellen haben sich mehr oder weniger dicke Lagen von Bindegewebe zwischen Epidermis und Gehirn geschoben, ebenso auch zwischen die einzelnen Teile des Cerebralganglions. Die mit dem Gehirn in Verbindung stehenden Epidermisteile nennt Racovitza »aires«. Da besonders die Berührungsstelle des Mittelhirns mit der Epidermis reich an Sinneszellen ist (Taf. I, Abb. 4), kann vor allem sie als »aire sensitive« bezeichnet werden.

Das Vorderhirn ist deutlich paarig entwickelt. Zwischen den beiden Hälften befinden sich Blutgefäße und Bindegewebe. Es füllt vor allem den vordersten Teil des Kopflappens aus und besteht dorsal aus Ganglienzellen, ventral aus Fasermasse. Letztere schickt in jede Palpe etwa fünf Nerven, die zu den zahlreichen Sinneszellen führen. Ferner schickt das Vorderhirn Nerven in die sogenannten Stummelfühler, welche allerdings auch Nervenfasern vom Mittelhirn erhalten. Die Fasermasse des Vorderhirns steht in enger Verbindung mit der des Mittelhirns und außerdem mit den Pharyngealganglien des sympathischen Nervensystems. Letztere erreichen fast die Größe des Vorderhirns und senden jederseits einen starken Nervenast dem Darm entlang rückwärts.

Der Faserverlauf des Mittelhirns ist verhältnismäßig übersichtlich. Ventral befindet sich der Faserring der Schlundcommissur. Von hier aus zieht je ein Faserstrang zu jedem Tentakel. Der mediane, unpaare Tentakel T_1 erhält zwei solcher Faserstränge. Jeder dieser Stränge erhält aber außerdem Fasern aus der Fasermasse des Mittelhirns. An der Basis der Tentakel liegen je zwei Tentakelganglien, die ebenfalls Fasern in die Tentakel schicken. Es würde zu weit führen, den Faserverlauf im einzelnen zu schildern. Ich begnüge mich daher festzustellen, daß jeder der fünf Tentakel zwei Nerven erhält, die an zwei verschiedenen Stellen der Tentakelbasis eindringen, daß mindestens einer dieser

Nerven seine Fasern zum Teil aus der Schlundcommissur erhält. Die beiden Nerven sind von einer bindegewebigen Membran umhüllt und sind in der geringelten Tentakelbasis vollkommen getrennt. Eine Vereinigung erfolgt in der Geißelbasis zu einem einheitlichen nervösen Centralcylinder. An der Vereinigungsstelle liegen zahlreiche verästelte Nervenzellen. Der Zwischenraum zwischen Nervensubstanz und Epidermis ist von Neurilemm ausgefüllt, in dem sich einzelne spindelförmige Zellen befinden, die sich häufig zu jenen Zellenketten zusammenschließen, von denen weiter oben die Rede war und die wohl ernährende Funktion haben. Das Neurilemm der Tentakel leitet sich von Zellen ab, die in der Nähe der Tentakellakune sich befinden.

Racovitza schreibt dem Vorderhirn Geschmacksfunktion, dem Mittelhirn optische und taktile Funktion, dem Hinterhirn Geruchsfunktion zu.

Das Bauchmark ist charakterisiert durch das Vorhandensein einer einzigen ventral gelegenen »Kolossalfaser« (Neurochord). Diese besitzt einen Durchmesser, der in den mittleren und hinteren Körperregionen dem Durchmesser des übrigen Bauchmarks gleichkommt. Diese »Kolossalfaser« baut sich aus feinen Fibrillen auf, die aber nur bei ganz vorzüglicher Konservierung und Färbung zu beobachten sind. Sie ist bindegewebig umkleidet und beginnt im ersten Bauchganglion mit drei (verschiedentlich habe ich auch fünf gezählt) »Kolossalzellen«. Diese sind unipolar und senden ihre gesamte Fibrillenmasse in die Kolossalfaser. Ähnlich verhalten sich die »Kolossalzellen« der übrigen Ganglien des Bauchmarks. Für eingehendere Untersuchungen eignen sich die angewandten Fixierungsgemische (Heidenhains Susagemisch und starkes »Flemming«) wenig. Ich hoffe, mich in Bälde mit der Frage nach der Funktion und dem Bau dieses eigenartigen Gebildes beschäftigen zu können. Dorsal von der »Kolossalfaser« liegt zwischen den Connectiven der unpaare Längsstrang, der für viele Anneliden und Arthropoden charakteristisch ist. Auf Querschnitten durch die Ganglien ist von diesem unpaaren Längsstrang nichts zu sehen. Die Bauchganglien stehen mit den Parapodialganglien in Verbindung. Letztere versorgen die Parapodien, vor allem die Cirren und die »Lippen«. Weiterhin steht jedes Ganglion durch ein Paar Nerven mit dem Körperepithel in Verbindung.

7. Die Wohnröhre.

Das Tier bewohnt eine selbstgebaute Röhre, wie das auch für andre nahverwandte Formen z. B. *Onuphis* charakteristisch ist. Die Röhre besteht aus faseriger Grundsubstanz, in die äußerlich allerlei Fremd-

bestandteile, kleine Sandkörnchen, Muschelschalen, Wurzelfasern usw. eingelagert sind. Meist ist das untere Ende der Röhre an irgendeinem Gegenstand befestigt. Häufig kommen hierfür *Lingula*-Schalen in Frage. Das vordere Ende ist oft durch einen dachförmigen Vorsprung, an dem Muschelschalen oder pflanzliche Gebilde befestigt sind, geschützt. Die organische Grundlage ist wahrscheinlich dieselbe wie bei der nahverwandten *Onuphis*, wo sie Schmiedeberg als Onuphin bezeichnet, welches eine stickstoffhaltige Substanz, vielleicht eine Amidosäure darstellt, mit welcher eine Kohlehydratgruppe ätherartig verbunden ist, etwa nach der Formel $C_6H_{12}(C_{18}H_{31}O_{15})NO_3$. Daneben enthältdie Röhre eine albuminoide Substanz, die sich nach ihren Eigenschaften einerseits dem Fibroin der Seide, anderseits den schwefelhaltigen Hornsubstanzen anschließt.

Die quantitative Analyse ergab nach Schmiedeberg folgendes:

H_2O	23,94 %
Onuphin	38,53 %
Albuminoid	3,84 %
P_2O_5	19,78 %
MgO	8,65 %
CaO	4,32 %
K_2O	0,82 %
Na_2O	0,23 %
SiO_2 + Fehler	0,79 %

Mit Ehlers darf man wohl annehmen, daß die Abscheidung der Röhren durch die Drüsen der sogenannten Bauchplatten erfolgt.

Die Röhren von *Spirographis* bestehen aus einer dem Onuphin nahverwandten Substanz, welche Kruckenberg (vgl. Phys. Studien, 1. Reihe, 5. Abt. und 2. Reihe, 1. Abt.) als Spirographin bezeichnet. Daneben findet sich auch hier ein Albuminoid.

III. Biologisches.

Die Röhren stecken im Schlamm der Verlandungszone, »dort wo das Land nicht mehr bei Ebbe von Wasser entblößt wird« (Harms 1928).

Da ich selbst bis jetzt noch keine biologischen Beobachtungen an *Diopatra* zu machen Gelegenheit hatte, muß ich mich auf Berichte von Herrn Prof. Harms und von Herrn Dr. Weyer stützen. Danach ragen die Röhren 2—15 mm aus dem Schlamm heraus. Bei Ebbe ziehen sich die Tiere weit in diese Röhren zurück. Sie scheinen die Röhren überhaupt nie ganz zu verlassen, sondern nur das Vorderteil des Tieres ragt hervor. Dabei führt das Tier mit dem Vorderende eine kreisende Bewegung aus,

wobei die Parapodien als Hebelwerkzeuge benützt werden. Hält man ein Garnelenstückchen vor, so fährt das Tier meist blitzschnell darauf los, ergreift die Beute mit den Kiefern und versucht sie in die Röhre hineinzuziehen. Das Tier scheint Lichtempfindung zu besitzen, obwohl Augen fehlen und sonstige Lichtsinnesorgane bis jetzt noch nicht eindeutig nachgewiesen werden konnten. Die Tiere ziehen sich bei Annäherung sehr rasch in die Röhre zurück.

B. Regeneration.

Die Regenerationsversuche wurden teils durch Herrn Prof. Harms, teils durch Herrn Dr. Weyer ausgeführt. Ich entnehme den Berichten folgendes: Am 27. I. 1927 wurden frische Tiere aus dem Meere geholt und im Laboratorium in zwei große Petrischalen mit Schlamm gesetzt. Zwei Tiere wurden aus der Röhre herausgenommen, zwei Segmente wurden abgeschnitten. Die Tiere waren aber außerhalb der Röhre nicht lebensfähig, sie autotomierten und waren nach 24 bzw. 48 Stunden tot. Am 2. II. 1927 erfolgte bei den übrigen Tieren die Amputation des Vorderendes, wobei dieselben durch Garnelenstückchen etwas aus der Röhre hervorgelockt, im übrigen aber in der Röhre gelassen wurden.

Alle 2 Stunden erfolgte Fixierung von Tieren, teils in Susa, teils mit starkem Flemmingschem Gemisch. Nach $6^1/_2$ Tagen beginnen die regenerierten Tiere bereits wieder Nahrung aufzunehmen. Herr Prof. Harms beobachtete ein Tier, das schon nach 5 Tagen Nahrung aufnahm. Ich kann zu diesem Bericht hinzufügen, daß die Schnittuntersuchung zeigte, daß mehrere Tiere schon mit 5 Tagen wieder Nahrung aufgenommen hatten.

Die außerordentliche Regenerationsfähigkeit von *Diopatra*-Arten ist längst bekannt. So beschreibt Quatrefages (1865) eine *Diopatra uncinifera*, welche, an ihrem vorderen Ende verstümmelt, 18—20 Segmente regeneriert hatte. 1869 beschreibt Ehlers einen Fall von *Diopatra fragilis*. 1891 fand E. A. Andrews zwei Individuen von *D. cuprea* mit Regenerationskegeln. 1901 berichtet Fauvel über ein Fragment von *D. neapolitana*, dessen Vorder- und Hinterende fehlten. Es hatten sich kleine Regenerationskegel gebildet. Eingehende Untersuchungen fehlen indes.

Die beobachteten Fälle wurden von Ehlers in Zusammenhang gebracht mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Andrews deutet die beobachteten Fälle außerordentlicher Regenerationsfähigkeit als Anpassungserscheinung an häufiges Verletztwerden gerade des aus der Röhre hervorragenden Körperteils, wie aus folgenden Sätzen hervor-

geht: "Study . . . shows that this reproduction of anterior or of posterior end is a common occurrence and one of evident utility, almost a necessity, considering the habit of the animal. Its tubes are raised above the sand some inches and covered with foreign objects, often quite long pieces of eel grass. To collect this the creatures anterior end is protruded some distance from the protecting tube and must be a tempting morsel for fish, etc. At all events it is often cut off by some means. This is the more likely to occur since the eyes appear to be absent in this species and danger there can not be so well avoided. After artificial removal of the head recrescence takes place inside the tube, in aquaria, with little lapse of time."

Harms (1928) folgert aus der Ungunst der Bedingungen der Verlandungszone, daß ein Gedeihen in dieser Zone große Anpassungsfähigkeit und große Vitalität notwendig voraussetzt. Solche Vitalität äußert sich bei *Diopatra* in deren enormer Regenerationsfähigkeit.

Ich kenne die Bedingungen dieser Zone noch viel zu wenig, als daß ich Obigem Wesentliches hinzufügen könnte. Bekanntlich zeichnen sich auch viele andre Polychäten durch außerordentliche Anpassungsfähigkeit aus. Durch Harms wurden ja auch noch andere Polychäten bekannt mit ähnlich großer Vitalität, so eine *Diopatra cuprea* nahestehende Form aus den Mangroven von Singapore, deren Röhren sich bei Ebbe ganz außerhalb des Wassers befinden, ferner echte Landpolychäten (*Nereis*- und *Lycastis*-Arten). Ich selbst hatte Gelegenheit, einige dieser Landpolychäten, die mir Herr Prof. Harms in freundlicher Weise überließ, zu beobachten. Da ich mich mit dem Studium dieser Tiere weiterhin zu befassen gedenke, werde ich über meine Beobachtungen später berichten. Bemerkt sei an dieser Stelle nur, daß diese Tiere weitgehend an Trockenheit angepaßt sind, wenn auch lange nicht in dem Maße wie einige Landpolychäten, die ich in der Verlandungszone an der Südküste der Insel Casione (Dalmatien) zu beobachten Gelegenheit hatte. Ich halte diese Tiere unter ähnlichen Bedingungen wie ich sie in der Natur vorfand, im hiesigen Institut. Um den Grad der Anpassung an Trockenheit zu studieren, brachte ich ein Tier in Gartenerde, die durch Leitungswasser etwas benetzt wurde, und überließ das Ganze sich selbst. Die Erde trocknete schon nach wenigen Tagen aus. Nach 10 Tagen fand ich das Tier in einer Nische zurückgezogen, die Spuren eines Schleimüberzuges zeigte, wenn auch recht erschlafft, so doch noch lebend. Ich setzte das Tier in normale Bedingungen zurück, wo es sich sehr rasch erholte. Ähnliche Versuche mit Landpolychäten aus Niederländisch-Indien mußten bereits nach 5 Tagen abgebrochen wer-

den, da die Tiere eingingen. Die *Nereis*-Arten von Casione zeigen also viel größere Anpassungsfähigkeit als die javanischen, bei welchen infolge der wasserdampfgesättigten Atmosphäre eine Anpassung in dem Maße unnötig erscheint.

Eigenartig ist, daß trotz solch hoher Vitalität Regenerationsversuche, wenigstens was das Vorderende betrifft, sowohl bei den javanischen als auch den dalmatinischen Landpolychäten bisher fehlschlugen. Große Vitalität und ausgesprochene Regenerationsfähigkeit brauchen also nicht immer im selben Tier zugleich aufzutreten.

Das Problem, weshalb bestimmten Tieren ein außerordentliches Regenerationsvermögen zukommt, während es andern oft nahverwandten Tieren abgeht, ist bis jetzt noch ungelöst.

Als geeigneter Weg zur Lösung dieser Frage erscheint mir ein genaues Studium der regenerativen Vorgänge bei Tieren, die sehr leicht regenerieren, sodann ein Studium von Fällen, wo Regeneration überhaupt nicht stattfindet, um dadurch zu erkennen, ob die Regeneration nicht durch irgendwelche anatomischen oder biologischen Verhältnisse in letztgenannten Fällen verhindert wird. Die Frage, ob den Zellen an sich Dedifferenzierung möglich ist, ließe sich durch Gewebskulturen entscheiden. Das alles sind Dinge, die in einer späteren Arbeit ausführlicher zur Darstellung gelangen sollen.

In der vorliegenden Arbeit handelt es sich zunächst um die Frage, wie es dem Tiere überhaupt möglich ist, in so kurzer Zeit die amputierten Körperteile zu ersetzen, und in welcher Weise die Neubildung dieser Teile erfolgt. Diese Fragen mußten sich ja im Falle von *Diopatra* direkt aufdrängen, insofern das Tier eine Regenerationsfähigkeit besitzt, wie sie bis jetzt bei ähnlich hochspezialisierten Formen noch nie beobachtet wurde.

Bevor ich auf die histogenetischen und organogenetischen Vorgänge näher eingehe, will ich an Hand von Abbildungen kurz die äußeren morphologischen Vorgänge beschreiben, so wie sie sich unter dem Binocular zeigen.

I. Morphogenese.

Nach der Amputation stülpt sich der Vorderdarm nach außen um. Dadurch werden die Darmränder in enge Berührung mit der Körperwand gebracht (Abb. 11), welche zunächst in ihrer natürlichen Lage verbleibt. Erst später erfolgt eine Kontraktion der schwach entwickelten Ringmuskulatur. Eine solche Kontraktion zeigen die Stadien von 6 Stunden ab, während bei Stadien von 4 Stunden von einer solchen

Kontraktion noch nichts zu erkennen ist. Abb. 11 zeigt schon eine stärkere Kontraktion der Ringmuskulatur. Dadurch werden die Parapo-

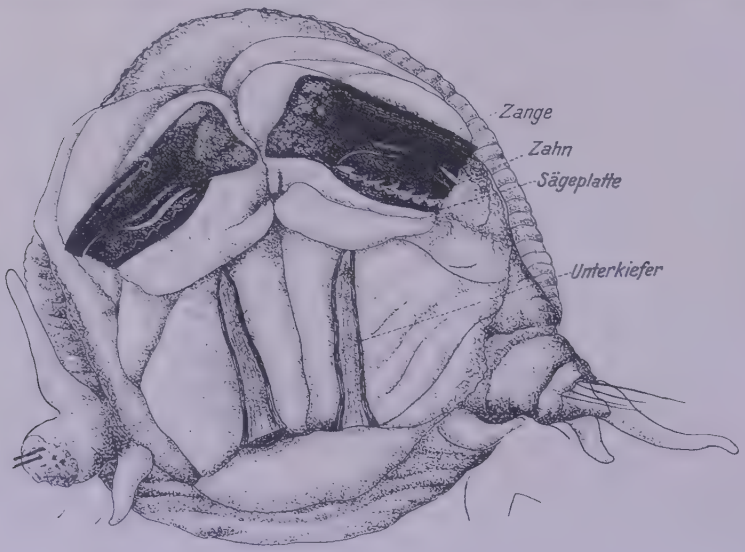

Abb. 11. Regenerationsstadium von 10 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

dien zusammengeneigt. An dem in Abb. 11 dargestellten Stadium von 10 Stunden ist weiterhin zu beobachten, wie sich der Kiefersack um-

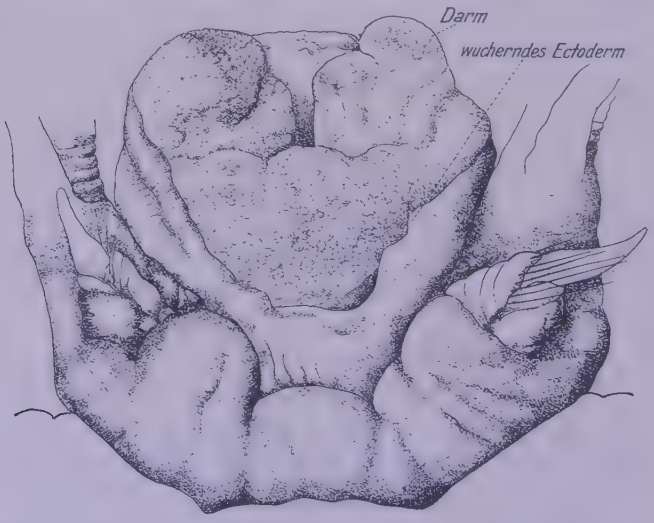

Abb. 12. Regenerationsstadium von 28 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

krempelt und wie sich allmählich eine Ablösung und Ausstoßung der Kiefer bemerkbar macht.

Stadien zwischen 10 und 24 Stunden zeigen äußerlich keine Veränderungen, wohl aber macht sich ein immer stärkeres Zusammenneigen der Parapodien bemerkbar, wie das in Abb. 12 ersichtlich ist. Dieses Zusammenneigen der Parapodien wird von einer erhöhten Kontraktion der Muskulatur begleitet. Gleichzeitig zeigt das Stadium die ersten Anfänge einer Umwachsung des durchschnittenen Darmes durch das Ectoderm. Beide Prozesse schreiten nun immer weiter, vgl. das Stadium von 30 Stunden Abb. 13. Man beobachtet eine kräftige Kontraktion der Ringmuskulatur, wodurch der energische Faltenwurf der Körperoberfläche zustande kommt. Die Wundfläche wird dadurch auf

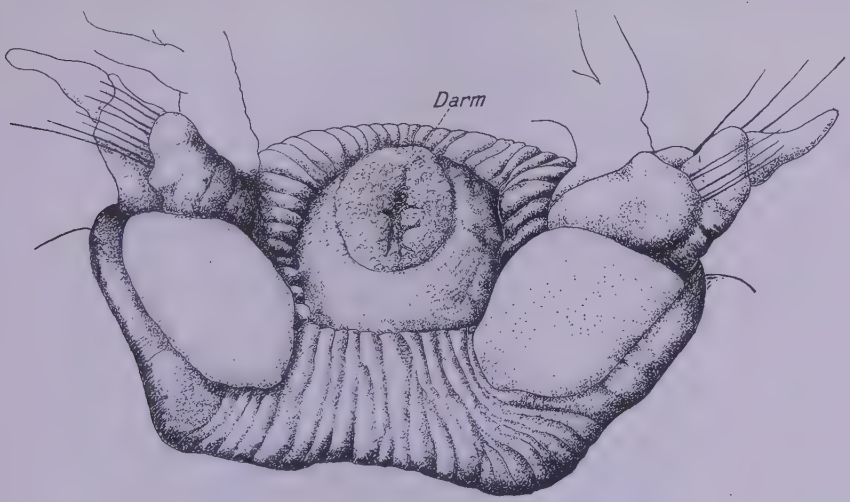

Abb. 13. Regenerationsstadium von 30 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

ein Minimum herabgesetzt. Zum andern ist die regenerative Umwachsung schon ziemlich weit vorgeschritten. Das Stadium von 32 Stunden (Abb. 14) zeigt schon völlige Umwachsung. Damit ist jenes Stadium erreicht, das als Regenerationskegel bezeichnet werden kann. Dieser stellt zunächst eine flache Kuppe dar ohne jede äußerlich sichtbare Differenzierung. Die Darmöffnung bleibt dauernd erhalten.

Schon die nächsten Stadien von 36 und 38 Stunden lassen äußerlich sichtbare Differenzierungen erkennen. Diese erscheinen als ein Paar dorsolateraler Höcker, welche das zukünftige Tentakelpaar T_2 darstellen.

Ein Stadium von 40 Stunden ließ auch die Anlage des unpaaren medianen Tentakels T_1 erkennen, welche stets nach jener von T_2 auftritt.

Das in Abb. 15 dargestellte Stadium von 42 Stunden zeigt im wesentlichen, wenigstens bezüglich der Tentakel noch dieselben Verhältnisse, stellt aber in andrer Hinsicht einen großen Fortschritt dar.

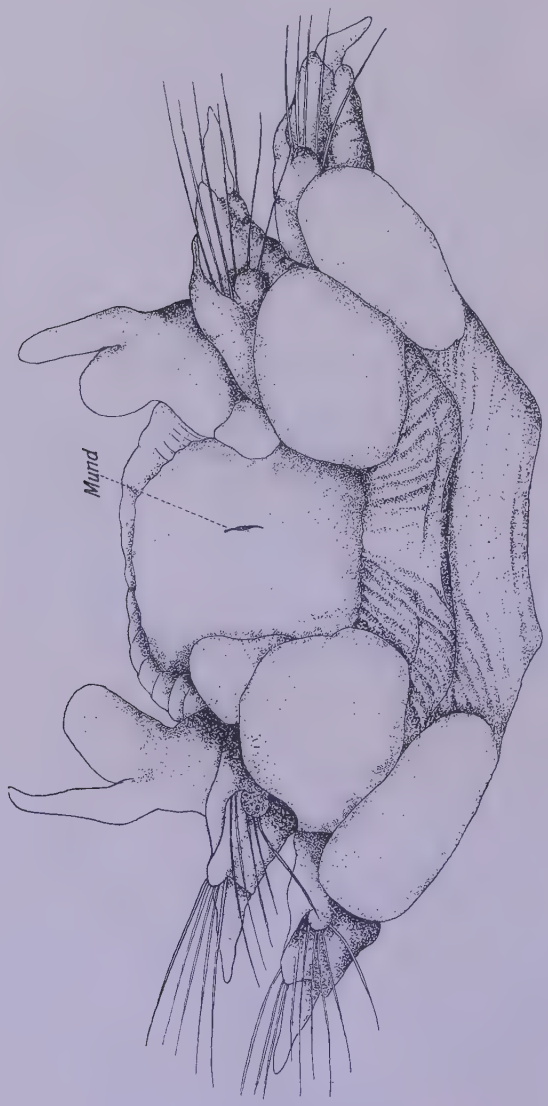

Abb. 14. Regenerationsstadium von 32 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

Es machen sich auf diesem Stadium Anfänge einer Segmentierung bemerkbar. Der Kopf erscheint hier von einer basalen Platte ziemlich deutlich abgesetzt. Weiterhin zeigt die rechte Seite der Abbildung im

4. und 5. Segment Regenerationskegel abgeschnittener Parapodien, Kiemen und Cirren.

Das Stadium von 46 Stunden (Abb. 16) läßt ein weiteres Fortschreiten der Segmentierung andeutungsweise erkennen. Viel deut-

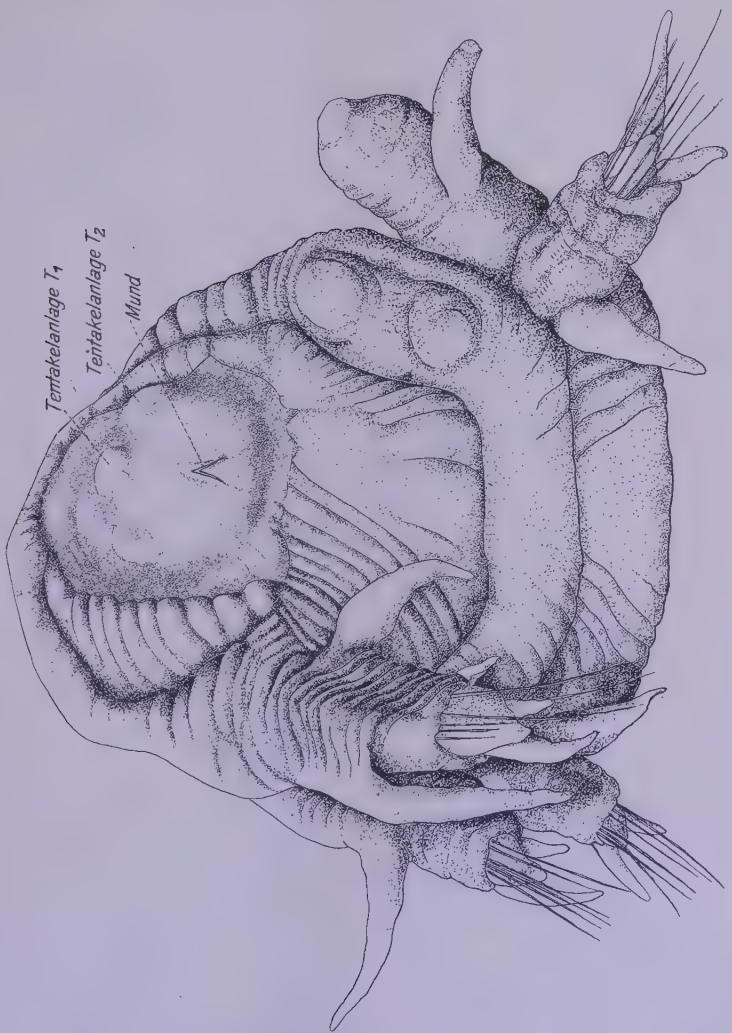

Abb. 15. Regenerationsstadium von 42 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×. Abb. 15—25 bedeutet T_1 T_2 T_3 Anlage der Tentakel.

licher aber zeigt sich das bei dem Stadium von 48 Stunden (Abb. 17). Hier ist auch schon das erste Körpersegment deutlich sichtbar, außerdem sind die beiden Tentakel deutlicher abgesetzt. Von Interesse ist das Stadium auch insofern, als es ein regenerierendes Regenerat darstellt. Vom alten Tier ist nur ein Segment dargestellt. Es folgen dann

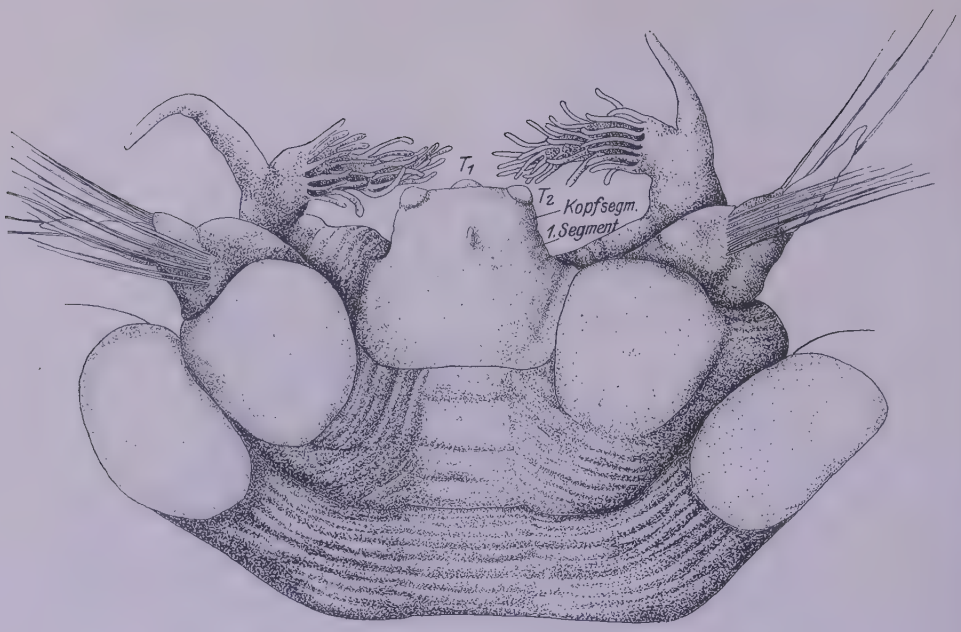

Abb. 16. Regenerationsstadium von 46 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

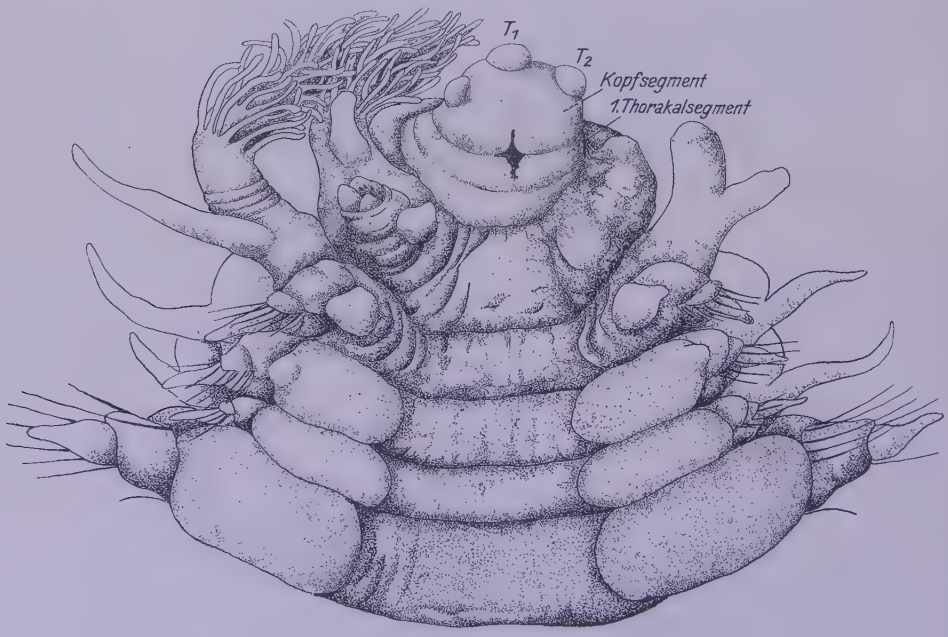

Abb. 17. Regenerationsstadium von 48 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

nach vorn vier Segmente, welche sich in ihrer Größe erheblich von dem Segment des ursprünglichen Tieres unterscheiden. Die beiden hinteren dieser Segmente besitzen sogenannte Bauchplatten, hingegen fehlen Ventralcirren. Solche kommen den beiden vorderen Segmenten zu, außerdem zeigen deren Parapodien die für die Thoraxsegmente charakteristische Vertikalstellung. Weiterhin besitzen sämtliche Segmente Kiemen. Daraus läßt sich eindeutig feststellen, da immer so viel Segmente regeneriert werden, als amputiert wurden, daß das erstemal neun (1 + 6 + 2) Segmente amputiert wurden. Vom Regenerat wurden wiederum (laut Protokoll) fünf Segmente entfernt. Das Regenerat vom Regenerat zeigt nun eben das erste der fünf zu bildenden Segmente.

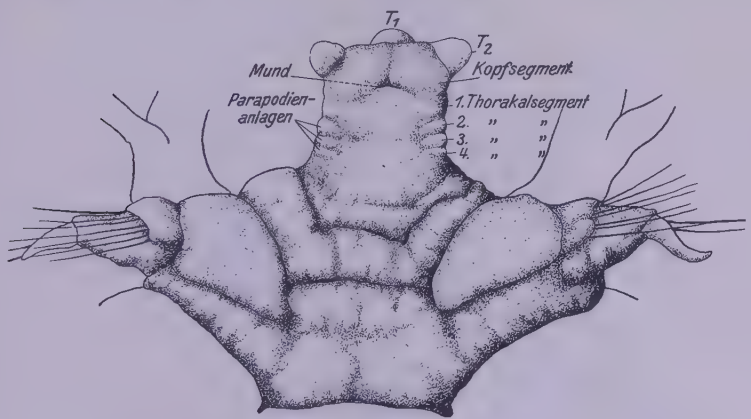

Abb. 18. Regenerationsstadium von 54 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

Das Stadium von 54 Stunden (Abb. 18) läßt die Anlage von fünf Segmenten erkennen. Der Kopf zeigt außer den drei Tentakeln weitere Differenzierungen. Deutlich ist die Anlage der Palpen direkt über der Mundöffnung zu erkennen, außerdem differenziert sich am Kopf die Anlage der Unterlippe. Während bisher die Unterlippe dem ersten, gliedmaßlosen Segment, als Differenzierung desselben, zugerechnet wurde, zeigt die Neubildung bei der Regeneration in klarer Weise, daß dieselbe eigentlich dem Kopfsegment zugehört. Es scheint mir diese Beobachtung insofern erwähnenswert, als Ehlers über die Unterlippe von *D. neapolitana* folgendes schreibt: »Auf der Bauchfläche ist dieses erste Segment zu einer Art Unterlippe umgestaltet, welche die Mundöffnung seitlich und hinten umgibt; es tritt hier wallartig über die Fläche des übrigen Körpers heraus, am stärksten mit seinem vorderen freien Rande, und scheint, da es nur durch eine schmale Brücke mit

dem Rückenteile des Segments in Verbindung bleibt, fast wie eine aufgesetzte selbständige Bildung.« Diese Vermutung wird durch meine Untersuchungen bestätigt. Wie die weiteren Abbildungen zeigen, besonders Abb. 22, erfolgt allmählich eine Verlagerung der halbmondförmigen Lippe vom Kopfsegment auf das erste, gliedmaßenlose Segment. In dem Stadium von 96 Stunden ist diese Verlagerung vollkommen erfolgt (Abb. 24).

An den folgenden drei Segmenten zeigen sich die Anlagen der Parapodien als flache Wülste ohne weitere Differenzierung.

Auf dem Stadium von 60 Stunden ist zum erstenmal die Anlage des Tentakelpaares T_3 zu erkennen. Dieses ist auf dem in Abb. 19

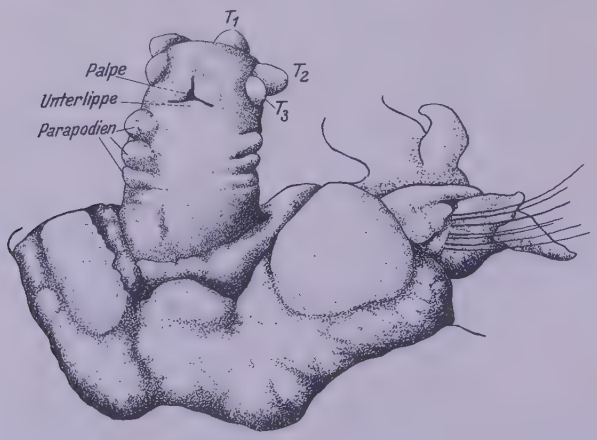

Abb. 19. Regenerationsstadium von 72 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

dargestellten Stadium von 72 Stunden bereits deutlich abgesetzt. Die Anlagen der Palpen und der Unterlippe erscheinen hier deutlich als Einheit. Sie umstehen den etwas in die Tiefe verlagerten Mund. Die Parapodienanlagen lassen bereits eine Gliederung erkennen in einen dorsalen Teil, der von dem ventralen Teil durch eine Einsenkung getrennt ist. Ich kann vorwegnehmen, daß es sich bei diesen beiden Teilen um den Dorsalcirrus und die »Zunge« des späteren Parapodiums handelt.

Deutlicher zeigt dies das in Abb. 20 dargestellte Stadium. Vom eigentlichen Parapodium ist hier so gut wie noch nichts zu sehen, dagegen stehen die beiden ebengenannten Anlagen auf gemeinsamem Sockel. Das Parapodium zeigt also deutlich birameAnlage und zwar so, daß der dorsale Ramus den ventralen zunächst an Größe weit übertrifft.

Auf dem Stadium von 88 Stunden, das in Abb. 21 zur Darstellung gelangte, ist auch schon der Ventralcirrus angelegt. Außerdem erfährt

nun auch der die »Zunge« tragende Ventralramus eine beträchtliche Vergrößerung. Dieses Stadium zeigt weiterhin deutlich das Fortschreiten der Segmentierung von vorn nach hinten. Außerdem ist eine beträcht-

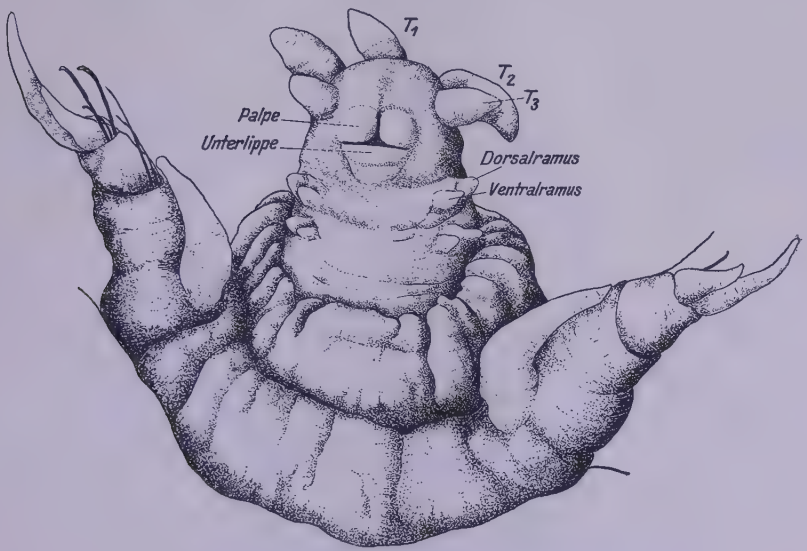

Abb. 20. Regenerationsstadium von 84 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

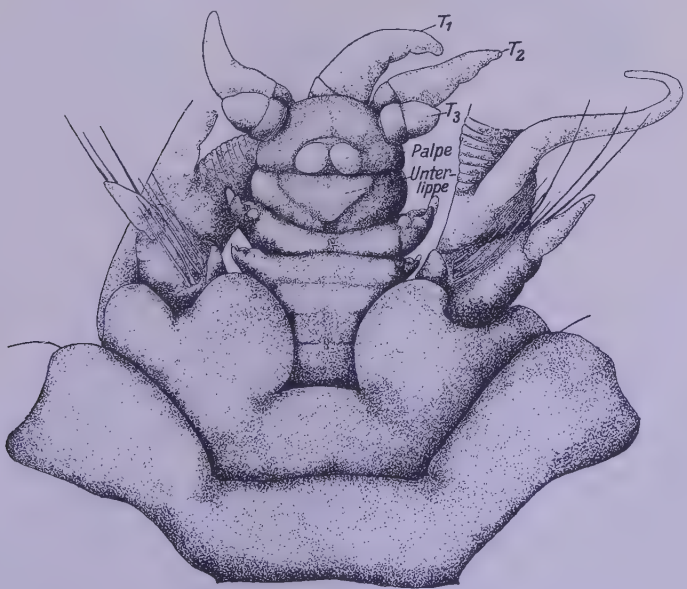

Abb. 21. Regenerationsstadium von 88 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

liche Größenzunahme der Unterlippe gegenüber den Palpen zu beobachten. Auch die Tentakel sind nunmehr schon weiter differenziert, indem deren Geißel durch eine Einschnürung vom Basalteil abgesetzt ist. An letzterem ist auch schon der Beginn einer Ringelung zu erkennen, welche basal beginnt und distal fortschreitet.

Das Stadium von 90 Stunden (Abb. 22) zeigt sehr deutlich die Verlagerung der Unterlippe. Außerdem sind hier schon die Stummelfühler angelegt. Bemerkenswert ist weiterhin, daß der Ventralramus des Parapodiums gegenüber dem cirrenförmig bleibenden Dorsalramus

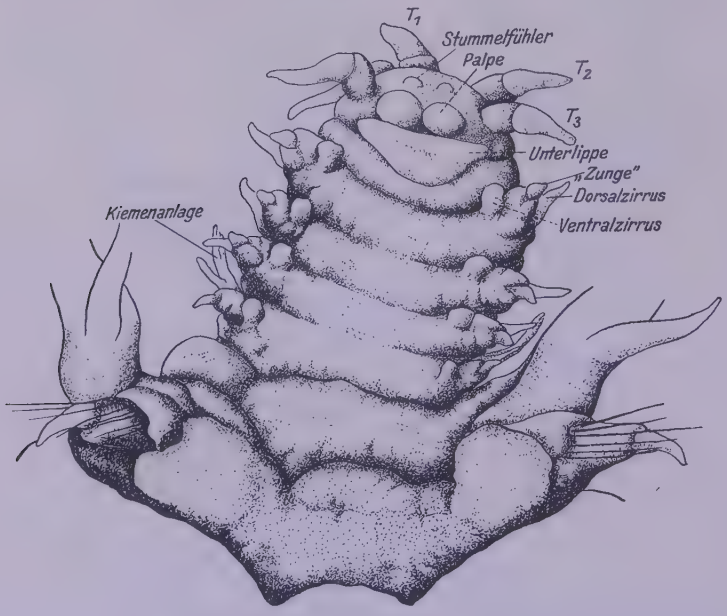

Abb. 22. Regenerationsstadium von 90 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

immer mehr an Größe gewinnt. Auch auf diesem Stadium ist noch nichts von einer Anlage der »Lippen« (Ehlers) zu erkennen. Diese Tatsache führte mich zu der Vermutung, es möchte sich bei diesen Gebilden um unverhältnismäßig spät erlangte Neuerwerbungen handeln. Die Vermutung erscheint mir um so mehr berechtigt, als regenerative Vorgänge auch sonst Übereinstimmung mit der Phylogenese erkennen lassen (Iwanoff 1908).

Das Stadium von Abb. 22 zeigt im 4. parapodientragenden Segment die Anlagen der Kiemen. Es kommen also hier nur drei kiemenlose gliedmaßentragende Segmente zur Ausbildung. Ich beobachtete das unter etwa 200 regenerierten Tieren viermal. Die Regel aber ist,

daß vier solcher Segmente zur Ausbildung kommen. Ich vermute (hierfür sprechen auch andre Tatsachen), daß es sich in den vier Ausnahme-

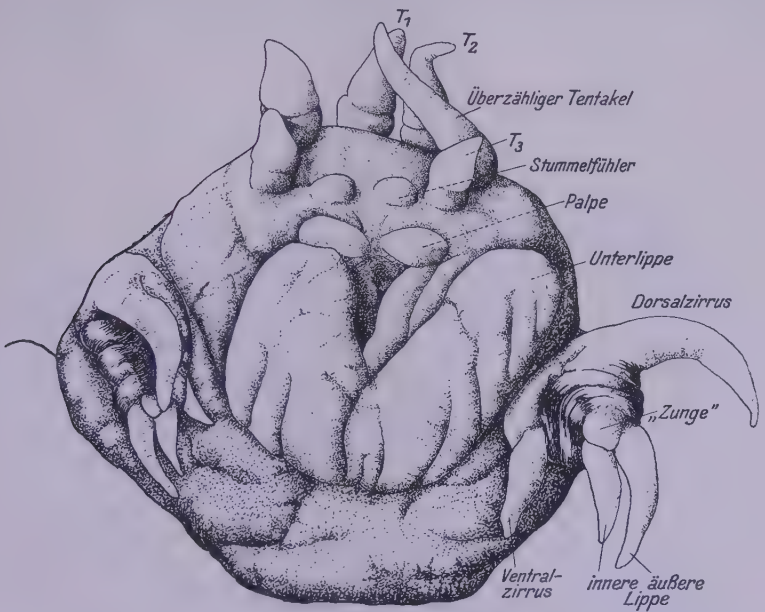

Abb. 23. Regenerationsstadium von 94 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

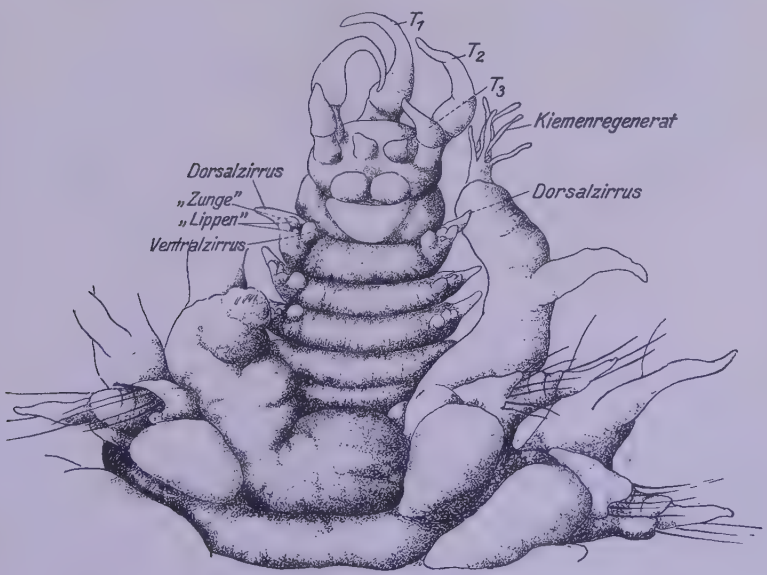

Abb. 24. Regenerationsstadium von 96 Stunden. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

fällen um eine andre *Diopatra*-Art handelt. Bei fehlendem Vorderende kann das allerdings nicht mehr eindeutig festgestellt werden. Die erste Anlage der Kiemen ist ein cirrenförmiger Anhang des Dorsalcirrus. Bald aber ändert sich dieses Verhältnis. Die Kieme entwickelt sich viel stärker

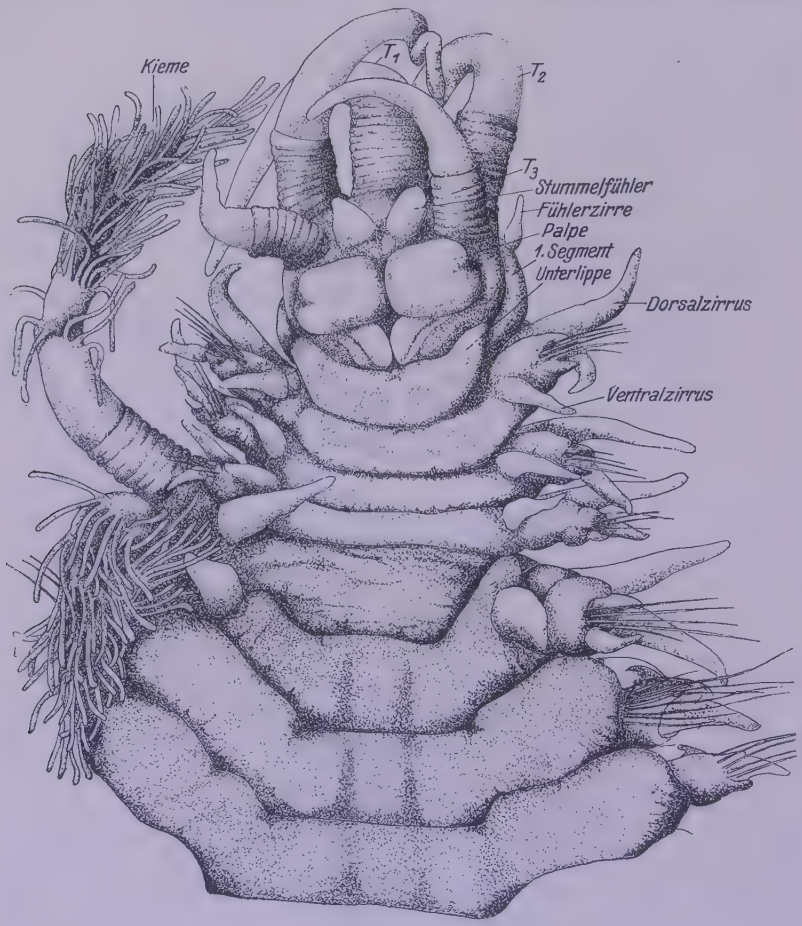

Abb. 25. Regenerationsstadium von 8 Tagen. Obj. 3, Oc. 1. Vergr. 43×.

und der Dorsalcirrus erscheint an der Kieme bald nur noch als Anhang, wie das die Abb. 64 zeigt. Man erkennt da bereits die typische handförmige Verbreiterung. Diese entsteht durch die sich entwickelnden Kiemenfilamente, deren unterstes sich durch besondere Größe auszeichnet. Die spätere spirale Anordnung ist, wie die Abb. 64 zeigt, von Anfang an angedeutet. Auf Einzelheiten komme ich später zu sprechen.

Das Stadium von 94 Stunden (Abb. 23) zeigt keinen wesentlichen Fortschritt in der Differenzierung, dagegen ist sehr hübsch zu erkennen, wie sich das Regenerat dem Regeneranten anschmiegt. Auffällig ist die riesige Unterlippe des alten Tieres, diese ist sogar verletzt. Trotzdem aber wird nicht etwa an ihrer Stelle etwas Neues gebildet, sondern es findet stets nur eine Ergänzung der fehlenden Teile statt. Dies führt natürlich zunächst zu einiger Disharmonie, die aber durch Wachstum sehr rasch ausgeglichen wird.

Das in Abb. 24 dargestellte Stadium bringt in verschiedener Hinsicht wesentlichen Fortschritt: Einmal erscheinen nun auch die Stummelfühler scharf abgesetzt, weiter hat die Unterlippe ihren definitiven Platz eingenommen. An den Parapodien zeigen sich nun auch die ersten Anlagen von »Lippen« und endlich erscheinen die Segmente auch äußerlich deutlich abgesetzt infolge intersegmentaler Einschnürungen.

Damit wären nun alle Organe angelegt. Im weiteren handelt es sich nur noch um Wachstum und Ausgestaltung dieser Organanlagen. Man beobachtet so schließlich ein Stadium ähnlich dem in Abb. 25 dargestellten, das sich in nichts mehr von dem fertigen Tier unterscheidet als in der Zahl der Ringel der Tentakelbasis von T_3.

Die Zahl der regenerierten Segmente.

Ich bemerkte schon, daß die Zahl der regenerierten Segmente bei *Diopatra* stets gleich der Zahl der amputierten ist. Amputationen erfolgten allerdings bloß im Rahmen von 1—13 Segmenten. Im ersten Teil dieser Arbeit bemerkte ich, daß sich der vordere Körperteil bezüglich der Form der Segmente und Gestalt der Parapodien äußerlich deutlich von dem übrigen Teil des Körpers unterscheidet. Ich bezeichne daher die vordere Körperregion als Kopf + Thorax.

Anatomische Untersuchungen und Regenerationsstudien machten eine Gliederung des Körpers der Oligochäten in Thorax (oder nach Sempers und Bülows Bezeichnung »Kopfsegmente«) und Abdomen zu einer längst bekannten Tatsache. Ich erinnere an die Arbeiten von Bonnet, der bei der Regeneration von *Lumbriculus* feststellte, daß am Vorderende stets nur eine ganz bestimmte Zahl von Segmenten regeneriert wird, von Bülow, der feststellte, daß die Zahl der sich neu bildenden Segmente normalerweise neun beträgt, es sind das die »Kopfsegmente«, die, wie schon Ratzel gezeigt hat, keine contractilen seitlichen Blutgefäße besitzen. Bei Knospung von *Nais* beobachtete Semper, daß der Kopfteil aus einem besonderen Bezirk der Knospungszone hervorgeht, daß die sieben Kopfsegmente keine Nephridien besitzen, daß die Dis-

sepimentmuskulatur etwas andre Anordnung zeigt und daß ein perivisceralles Gefäßnetz fehlt. K. v. Haffner (1928) bestätigt die Beobachtung, daß die »Kopfsegmente« keine Nephridien besitzen.

Weitere Untersuchungen führten zu dem Ergebnis, daß jeder Art eine ganz bestimmte Zahl von Kopfsegmenten zukommt, so besitzen *Rhynchelmis* sieben, *Tubifex* und *Haplotaxis* je fünf, *Nais*, *Stylaria*, *Dero*, *Ophidonais* je vier, *Enchytraeus* drei Kopfsegmente.

Iwanoff dehnte seine Untersuchungen auch auf Polychäten aus. Bei *Spirographis* stellte er fest, daß am Vorderende stets nur das Prostomium und die drei den Segmenten des vorderen Thorakalabschnitts entsprechenden Segmente regeneriert werden. Dies führte ihn schon 1907 zu dem Ergebnis, daß das Prostomium und die drei prothorakalen Segmente der Serpulaceen den »Kopfsegmenten« der übrigen Chaetopoda identisch sind. Weitere Regenerationsversuche ergaben, daß bei *Spio* stets 12, bei *Nerine* 9—13, bei *Polydora* 6 Segmente regeneriert werden. Embryologische Untersuchungen führten ihn zu dem Ergebnis, »daß am Vorderende des Körperstücks nur diejenigen Teile wieder hergestellt werden, die dem Larvenkörper entsprechen, d. h. nur die Larvalsegmente«.

Nach meinen Untersuchungen zeigen die Thoraxsegmente von *Diopatra* keine entsprechenden Eigenschaften. Einmal erfolgt bei der Regeneration nicht allein die Wiederherstellung der Thoraxsegmente, sondern auch weiterer amputierter Segmente, zum andern kommt *Diopatra* nicht die für die »Kopfsegmente« der von Iwanoff u. a. untersuchten Chaetopoden (ausgenommen *Spirographis*) charakteristische Eigenschaft des Fehlens der Nephridien zu. Ob die Zahl der Larvalsegmente bei *Diopatra* größer als 14 ist (die Höchstzahl der amputierten Segmente betrug 14), oder ob man bei *Diopatra* überhaupt von Larvalsegmenten im Sinne von Iwanoff reden kann, ob der Thorax den »Kopfsegmenten« andrer Chaetopoden homolog ist oder ob er einfach als Anpassungserscheinung an bestimmte Lebensweise aufzufassen ist, das alles sind Fragen, die nur die Entwicklungsgeschichte lösen kann. Ich hoffe in Bälde Gelegenheit zu haben, meine Beobachtungen durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bei *Diopatra* ergänzen zu können.

II. Histogenese.

1. Wundverschluß, Anfänge der Regeneration.

Wie ich bei der Beschreibung der äußeren Vorgänge der Regeneration schon bemerkte, zeigt das verletzte Vorderende während der ersten 20 Stunden nach der Amputation keine wesentliche, äußerlich

sichtbare Veränderung. Zwar erfolgt eine Kontraktion der schwachen Ringmuskulatur. Diese Kontraktion hat aber sicher nicht den »Zweck«, das Tier vor dem Verbluten zu schützen, wie das häufig angenommen wird. Weder die zunächst geringe Kontraktion der Muskulatur noch die Umstülpung des durchschnittenen Vorderdarmes könnten ein solches Verbluten verhindern. Es handelt sich dabei lediglich um Reaktionen auf Reize, Reaktionen wie sie auch sonst häufig im normalen Geschehen bei Polychäten zu beobachten sind.

Wichtiger sind innere Vorgänge, die sich während dieser Zeit abspielen. Eine Abdichtung der großen Längsstämme des Blutgefäßsystems erfolgt durch Kontraktion von deren Ringmuskulatur. Außerdem beobachtete ich eine Umkehrung der Klappen sowohl bei den Dorsalgefäßen als bei den Ventrobranchialia. Die Klappenfahne kommt dadurch dem normalen Blutstrom entgegengerichtet zu liegen. Ich bringe diese Umkehr in Zusammenhang mit der überaus starken Kontraktion der Gefäßmuskulatur. Die Blutflüssigkeit scheint die Eigenschaft zu haben, sehr rasch zu gerinnen, da die Wundfläche stets von einer Masse von Blutgerinnsel bedeckt ist.

Ein Abschluß der Leibeshöhle ist durch das vorderste, unverletzte Dissepiment von vornherein gegeben. Wichtig ist zu bemerken, daß dieses Dissepiment, das sich mitunter stark nach vorn vorbuchtet, seine Beschaffenheit gegenüber den folgenden, nicht mit der Außenwelt in Berührung stehenden Dissepimenten ändert, indem es, anscheinend infolge von Verquellung, stark an Dicke zunimmt.

Eine wichtige Frage bei allen regenerativen Prozessen ist die Frage nach der Herkunft des Regenerationsmaterials. Die meisten Autoren sind sich darüber einig, daß sich das neue Ectoderm vom alten Ectoderm, das neue Entoderm vom alten Entoderm ableitet; dagegen wird die Frage nach der Herkunft der mesodermalen Elemente in sehr verschiedener Weise beantwortet. Bei Polychäten soll das Mesoderm bei den bis jetzt untersuchten Formen durchweg ectodermaler Herkunft sein. Untersucht sind in dieser Hinsicht bis jetzt allerdings bloß *Harmothoë*, *Phyllodoce*, *Nephthys* und einige Sabelliden durch E. Schultz; *Capitella*, *Cirratulus*, *Aricia*, *Nereis*, *Phyllodoce*, *Eulalia*, *Spirophanes*, *Nerine*, *Typhlosyllis* durch A. Michel; *Amphiglene*, *Nereis*, *Nerine* durch J. Nusbaum; *Nerine*, *Spirographis* durch Iwanoff. Nach Iwanoff (1928) ist das Mesoderm zum Teil ectodermaler Natur, stammt aber zum Teil aus dem alten Mesoderm. Zu den Untersuchungen von E. Schultz und A. Michel ist zu bemerken, daß beide Forscher bemüht waren, ein allgemeingültiges Regenerationsschema, nach welchem die

regenerativen Prozesse bei allen Anneliden dieselben sind, aufzustellen. Weitere Untersuchungen werden aber sicher ergeben, daß ein solches Unternehmen als verfehlt betrachtet werden muß.

Viel weniger einheitlich sind die Ergebnisse von Regenerationsstudien bei Oligochäten. Semper (1876), Hepke (1897) schrieben dem Mesoderm von *Nais* und v. Wagner (1900) dem von *Lumbriculus* ectodermale Herkunft zu. Iwanoff (1901) stellt bei *Lumbriculus* fest, daß das Ectoderm des Kopfregenerats überhaupt keine mesodermale Gewebe liefert. Nusbaum bestreitet diese Beobachtung auf Grund von Bildern, die er bei der Regeneration von *Nerine* erhielt. Ein solcher Einwand ist nach meiner Ansicht vollkommen unberechtigt. Man sieht daraus, wie auch Nusbaum, ähnlich wie Michel und Schultz der Ansicht ist, als gebe es ein allgemeingültiges Regenerationsschema. Bei den wenigen bezüglich ihrer Regenerationsweise wirklich genau untersuchten Anneliden erscheint mir ein solcher Schluß als verfrüht. Bei seinen Untersuchungen an *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Lumbricus herculeus* kommt F. H. Krecker (1910) zu dem Ergebnis, daß das Mesoderm sich vom alten Mesoderm ableitet. Tirala (1913) leitet das Mesoderm bei *Criodrilus* vom alten Peritoneum ab.

Durch meine Untersuchungen an einem sehr umfangreichen Material, das mir Gelegenheit bot, die histogenetischen Prozesse lückenlos zu verfolgen, kam ich zu Ergebnissen, die von denen der bisherigen Arbeiten abweichen. Außer den oben beschriebenen Umänderungen zeigt sich in den alten Segmenten eine andere wichtige Änderung. Diese betrifft zunächst die Färbbarkeit von Zellen, die ich, da sie bei der Regeneration von *Diopatra* eine wichtige Rolle spielen, als Regenerationszellen bezeichne. Es sind das spindelförmige Zellen, die sich besonders in der Nähe der Blutgefäße im Bindegewebe befinden, außerdem in der Nähe der Muskulatur. Vor allem aber umgeben sie die Kolossalfaser des Bauchmarks. Im unverletzten Tiere zeigen diese Zellen nur geringe Färbbarkeit. Dies ändert sich schon wenige Stunden nach der Amputation. Sie färben sich dann sehr stark mit Säurefuchsin, beginnen sich aus dem umgebenden Bindegewebe loszulösen und wandern zur Wundfläche. Das Wandern erfolgt in recht eigenartiger Weise. Meist bilden sich ganze Zellzüge, wobei sich die Zellen anscheinend aufeinander fortschieben. Das Wandern erfolgt vor allem entlang der Längsmuskulatur und im und am Bauchmark. In letzterem scheint das Wandern besonders rasch vor sich zu gehen, da das durchschnittene Bauchmark sehr bald von einer Hülle solcher Regenerationszellen bedeckt ist, wodurch es den Einflüssen der Außenwelt einigermaßen entzogen ist. Weiterhin aber breiten sich die spindelförmigen Zellen auch auf dem vorgewölbten ersten Dissepiment aus, außerdem auch auf den durchschnittenen Längsmuskelbündeln. Hierzu kommen bald Phagocyten, Lymphocyten und Trophocyten.

Weiterhin zeigen auch die Epidermiszellen in der Umgebung der Wundfläche Veränderungen (Abb. 26). Die zylinderförmigen Zellen platten sich sehr stark ab und beginnen sich allmählich über die Wundfläche wegzuschieben (*w.Ep*). Dieser Prozeß kann sich über verschiedene Segmente erstrecken. Ich bemerkte im ersten Teil dieser Arbeit schon, daß sich die Epidermiszellen durch Faserbildungen auszeichnen. Diese werden zum Teil eingeschmolzen, zum Teil aber, besonders wenn

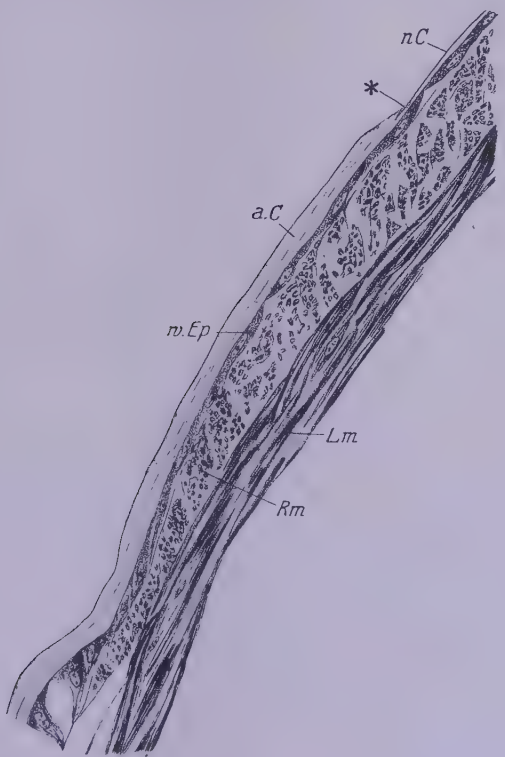

Abb. 26. Wandernde Ectodermzellen. *a.C.* alte Cuticula, *n.C.* neue Cuticula, * Grenze von alter und neuer Cuticula, *w.Ep.* wandernde Epidermiszellen, *Lm* Längsmuskulatur, *Rm* Ringmuskulatur. Susafixierung. Eisenhämatoxylin. Leitz, Immersion 1/12, Oc. 3. Vergr. 960×.

es sich um stärkere Fasern wie in der Nähe der Dissepimente handelt, einfach, vom Plasma entblößt, zurückgelassen. Immer weiter zurück greift so die Umbildung der Epidermiszellen, dabei ist zu beobachten, daß sich das Plasma mit Eisenhämatoxylin viel stärker färbt, es ist das eine Eigenschaft, die auch sonst embryonalem Material zukommt.

Ähnliche Umbildungsprozesse zeigen sich auch an dem durchschnittenen Darm, jedoch greift hier die Dedifferenzierung lange nicht so weit zurück, als dies im Körperepithel der Fall ist.

Stadien von 30 Stunden zeigen bereits eine Verwachsung von Körper- und Darmepithel. Der kreisförmige Verwachsungsrand stellt die definitive Mundöffnung dar. *Diopatra* unterscheidet sich hinsichtlich der Regeneration auch hierin von den von Nusbaum untersuchten Amphiglene- und Nerineformen, bei welchen eine energische Zusammenziehung der Wunde zu beobachten ist, wobei der Darm etwas vorragt und sich umstülpt. Die Wand des Darms zieht sich bei den genannten Formen unter der Wunde stark zusammen, bis das Lumen schließlich ganz verschwindet. Der herausragende Teil des Darmes bildet ein mit Cilien bedecktes Schildchen. Das nun als Anpassungserscheinung zum Schutz gegen Bacterien oder zur Sauerstoffversorgung deuten zu wollen, wie das Nusbaum tut, halte ich für verfehlt. Ähnliches beschreibt ja auch F. H. Krecker bei *Limnodrilus*. Die Erklärung dafür ist in folgendem Satz enthalten: "the contracting body walls catch the intestine before it can be drawn back".

Die Unterschiede in dieser Hinsicht sind sicher nicht von prinzipieller Bedeutung. Es gibt da alle Übergänge, was hauptsächlich auf verschieden starke Entwicklung der Ringmuskulatur zurückzuführen ist. Auf eine Literaturübersicht kann ich verzichten, um so mehr als Nusbaum u. a. schon eine solche gaben. Wichtiger erscheint mir ein andrer Unterschied. Nusbaum u. a. beschreiben komplizierte Einfaltungsprozesse, durch welche der ectodermale Teil der Mundbucht geschaffen wird. Eine solche Einstülpung ist bei *Diopatra* unnötig, da sich ja der ectodermale Vorderdarm bis ins 14. Segment erstreckt.

Der Verwachsungsrand von Darm- und Körperepithel bildet einen außerordentlich scharfen Umschlagsrand (Abb. 27 *U*), welcher zunächst allerdings vom Darmrand aus gebildet wird, wie das die Abb. 27 deutlich zeigt. Er bildet sich auf recht eigenartige Weise: Einzelne Darmepithelzellen erhalten, während sich andre dedifferenzieren, lange Faserfortsätze, die in dem den Darm umgebenden Bindegewebe und der Darmmuskulatur verankert werden. Dadurch entsteht eine Zugwirkung auf den Darmrand, der nunmehr scharf abgebogen wird. Ventral ist bereits eine Vereinigung von Körperepithel (*Ect*) und Darmepithel (*Oe*) erfolgt.

Mittlerweile haben die abgeplatteten Zellen des Körperepithels eine starke Cuticula abgeschieden. Anscheinend handelt es sich um das sogenannte Oberhäutchen, da keinerlei Schichtung zu erkennen ist. Geringere Verschiebungen der Zellen entlang dieser Cuticula sind auf diesem Stadium sicher noch möglich. Allmählich ordnen sich die stark abgeplatteten Zellen aber wieder epithelartig an. Die Zellen zeigen dann

in Kernnähe häufig Bildung feinster Faser, die oft etwas um den Kern herumgewunden sind. Abb. 28 zeigt in der Zelle rechts eine solche im Entstehen begriffene Faser. Meist kommt jeder Zelle zunächst nur eine Faser zu. Auf welche Weise die Vermehrung erfolgt, konnte ich bis jetzt

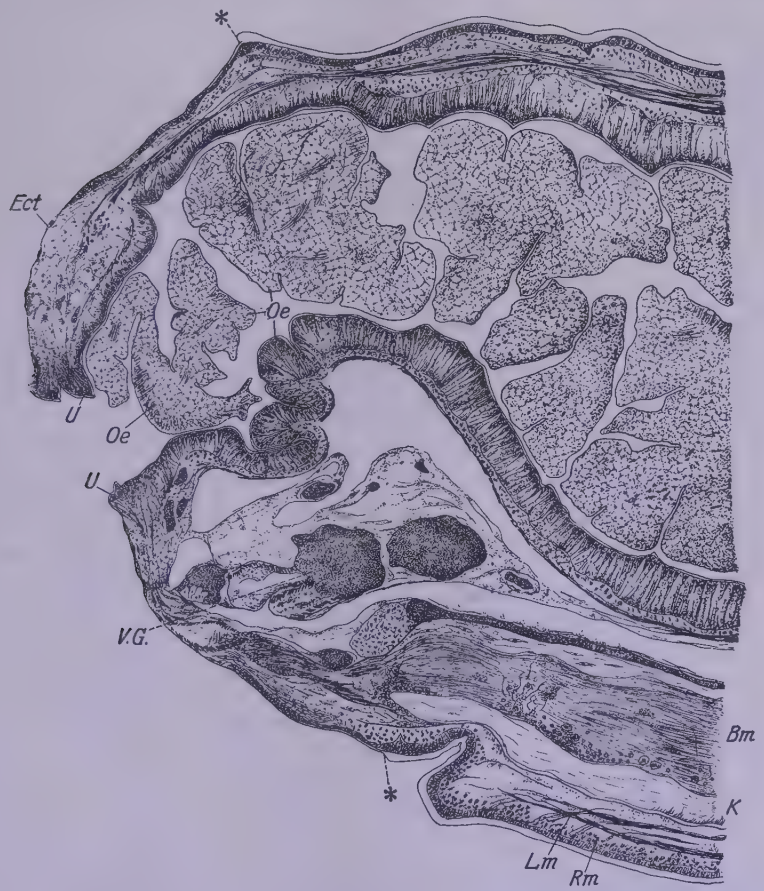

Abb. 27. Regenerative Umwachsung des Darms. *Bm* Bauchmark, *Ect.* Ectoderm, *K* »Kolossalfaser«, *Lm* Längsmuskulatur, *Oe* Oesophagus, *Rm* Ringmuskulatur, *U* Umschlagsrand des Darms, *v. G.* Ventralgefäß, * Grenze von alter und neuer Cuticula. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Obj. 3, Oc. 5. Vergr. 103 ×.

noch nicht feststellen. Auf jeden Fall spielen diese Fasern, ähnlich wie die von Koltzoff bei Spermien und somatischen Zellen entdeckten Faserbildungen, für die Formgebung der Zellen, welche zunächst durch pseudopodienartige Fortsätze eigenartige Gestalt zeigen, eine wichtige Rolle. Eine Basalmembran fehlt zunächst. Die Epidermiszellen senden pseudopodienartige Fortsätze nach innen. Diese Fortsätze erlangen

durch die Fasern Form und Stütze, man kann letztere daher als Skelettfibrillen bezeichnen. Gleichzeitig dienen die Fibrillen der Verankerung. Wie die Abb. 29 zeigt, stehen die Fasern in Verbindung mit den mesodermalen Elementen *M*, welche, ursprünglich spindelförmig, nun pseudopodienartige Ausläufer bilden, mittels derer sie untereinander in Verbindung treten. Weiterhin zeigen die mesodermalen Elemente ebenfalls die Ausbildung von Fasern. Zunächst kommt auch hier jeder Zelle ihr eigenes Fibrillensystem zu, aber indem sich die Zellen durch pseudopodienartige Fortsätze verbinden, treten auch die Fasern verschiedener Zellen in Beziehung. Auf frühen Stadien beobachtete ich häufig, daß sich die Faserenden aneinanderlegen und schwach umwinden. Auf späteren Stadien gelang es mir nicht mehr, nachzuweisen, auf welche Weise eine Verbindung erfolgt. Man sieht dann nur noch einen Faserzug, der intracellulär sich durch viele Zellen hindurch verfolgen läßt.

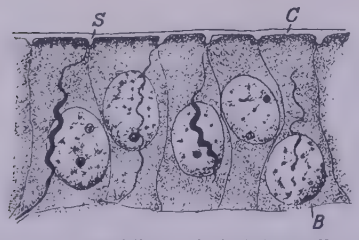

Abb. 28. Faserbildung in Ectodermzellen. *B*. Basalmembran, *C*. Cuticula. *S*. Schlußleiste. FLEMMING, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1580×.

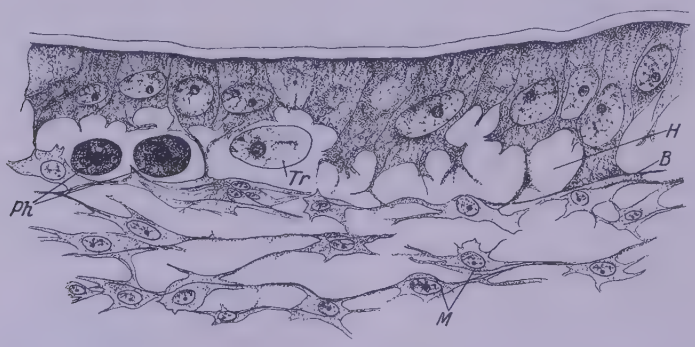

Abb. 29. Epithelzellen mit pseudopodienartigen Fortsätzen zur Verankerung im Mesoderm. *H*. Hohlraumsystem zwischen Epithelzellen und Basalmembran (*B*), *M* Mesodermale Zellen mit Faserbildung, *Ph*. Phagocyten, *Tr*. Trophocyten. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1053×.

So wird ein Netzwerk von Zellen und Fibrillen geschaffen, das aber nun nicht — wie so häufig beschrieben wird — ein regelloses Durcheinander, sondern von Anfang an Richtung zeigt (Abb. 29). Die Zellen liegen im allgemeinen parallel der Oberfläche. Diese Anordnung wird schon durch die Art des Einwanderns entlang der Längsmuskulatur und dem Nervensystem bedingt. Das Fasernetz der Mesodermzellen tritt bald in innige Verbindung mit den Fasern der Epidermiszellen, wie auch mit Faser-

bildungen von Darmzellen. Auf diese Weise wird ein hoher Grad von Festigkeit erreicht. Neu hinzukommende mesodermale Elemente wandern teils in diesem Netzwerk, teils aber zwischen den Fortsätzen der Epidermiszellen. So kann die Zuwanderung sehr rasch und ungestört vor sich gehen. Zwischen den Fortsätzen der Epidermiszellen findet man außer den spindelförmigen Regenerationszellen sehr häufig Phagocyten, die stark färbbar sind und Trophocyten, die erstere an Größe übertreffen und außerdem ein klares, anscheinend zähflüssiges Protoplasma haben. Bemerkenswert ist, daß neu hinzutretende Regenerationszellen sich stark mit Säurefuchsin, während sie sich zu Beginn der Faserbildung mit basischen Farbstoffen stark färben lassen.

Die Abb. 29 zeigt weiterhin Anfänge in der Bildung einer Basalmembran (*B*). Diese ist zunächst auf wenige Zellen nur beschränkt. Die übrigen Epidermiszellen stehen nicht alle mit ihrer gesamten Basis mit dieser Basalmembran in Verbindung. Es erhält sich sehr lange ein Hohlraumsystem zwischen Epidermiszellen und Basalmembran, in welchem sich langgestreckte Wanderzellen, Phagocyten (*Ph*) und Trophocyten (*Tr*) bewegen. Allmählich aber ordnen sich die Epithelzellen regelmäßiger und dichter an, indem sich die Zellen lebhaft mitotisch zu teilen beginnen, während die ganze Umwachsung bis zur Vereinigung von Körper- und Darmepithel ohne jede Mitose verläuft. Nie habe ich amitotische Teilung beobachtet.

Die sich teilende Zelle rundet sich ab und wird schließlich elliptisch, indem sie sich der Cuticula eng anschmiegt. Die zunächst meist in Einzahl vorhandene Faser fällt der einen Tochterzelle zu, während die andre Zellhälfte die Faser auf diesem Stadium noch neu bildet. Die Abb. 28 zeigt, daß die Faser auf diesem Stadium bereits mit der Cuticula (*C*) in Verbindung getreten sind, und zwar endigen die Fasern auf dem stark färbbaren Teil der Schlußleiste (*S*). Das der Cuticula anliegende Plasma färbt sich außerordentlich stark und ist reich an feinsten Granulen. Ich bringe diese Erscheinung in Zusammenhang mit der Bildung der Cuticula. Es handelt sich also bei der Cuticulabildung um eine Umwandlung des distalen Zellteils. Dadurch werden auch die ansitzenden Faserbildungen der Zelle in die Cuticula gleichsam eingeschmolzen. Auf diese Weise wird eine außerordentlich feste Verankerung dieser Fasern gewährleistet.

Besondere Aufmerksamkeit schenkte ich dem sogenannten keilförmigen Austritt von Zellen aus der Epidermis zwecks Bildung mesenchymatischer Elemente. Ein solcher Austritt wurde vor allem bei Oligochäten beschrieben und spielt besonders in den Arbeiten von Nusbaum

eine große Rolle. Iwanoff (1908) beschreibt bei *Spirographis* einen Austritt von Epidermiszellen zu einer Zeit, wo die Ectodermschicht eben erst die Wunde überzogen hat. Einzelne Zellen dieser sehr dünnen Schicht sinken in die Höhle des Regenerates, wobei ihr Plasma sich zu schwanzartigen, am Ende dünner werdenden Fortsätzen auszieht. Ein solcher Austritt findet bei *Diopatra* nicht statt. Bilder, wie sie Nusbaum zur Darstellung bringt, erhielt ich zwar auch. Durch sorgfältige Rekonstruktion fand ich aber stets, daß es sich bei diesen scheinbar aus dem epithelialen Verband herausgerückten Zellen nur um Zellfortsätze handelt, die oft beträchtliche Dimensionen erreichen können und bei schräger Schnittführung ganz den Eindruck imigrierender Zellen hervorrufen können. Stets gelang es mir aber, den Zusammenhang mit der Cuticula nachzuweisen. So viel steht fest, daß bei *Diopatra* nie ein Austritt von Zellen aus dem Ectoderm zur Bildung mesodermaler Elemente erfolgt. Wie die Bildung des Mesoderms und der Regenerationszellen bei der Ontogenese erfolgt, ist bei *Diopatra* bis jetzt gänzlich unbekannt. Selbst wenn sich das Mesoderm ontogenetisch vom Ectoderm ableitet, braucht in dieser Hinsicht die Regeneration keine Wiederholung der Ontogenese zu sein. Durch das Vorhandensein von besonderen Zellen, die bei der Regeneration rasch an die Aufbaustelle zu wandern imstande sind, erscheint ein Austritt von Zellen aus der eben gebildeten Epidermis unnötig. Vielleicht ist gerade hierauf die Kürze der Regenerationszeit zurückzuführen.

Auf die Tätigkeit der Phagocyten muß ich noch kurz zu sprechen kommen. Diese finden sich von Anfang an in großer Zahl an der Aufbaustelle. Sie dienen zunächst vor allem dazu, zerstörte Gewebselemente wegzuschaffen. Häufig kann man Muskelfibrillen in ihrem Zellinnern erkennen. Wenn nun die regenerative Umwachsung vollendet ist und eine dicke Cuticula den Regenerationskegel allseitig umgibt, dienen sie vor allem dazu, das Blutgerinnsel, das den Verschluß der Blutgefäße herbeiführte, wegzuschaffen. Dadurch wird dem Blute freie Bahn gegeben, es sickert überall in die sich zwischen dem mesodermalen Netzwerk sich befindenden Gewebslücken. Auf diese Weise entsteht ein Lacunensystem. Erst auf diesem Stadium sind die Bedingungen für organogenetische Differenzierungen gegeben. Welch wichtige Rolle dabei dem Blutlacunensystem zukommt, werden wir später sehen. Zunächst muß ich auf einige histogenetische Prozesse zu sprechen kommen.

2. Nervensystem.

Bei der Neubildung des Nervensystems scheint dem alten Bauchmark eine wichtige Rolle zuzukommen. Ich beobachtete ein Anwachsen

desselben noch bevor die das neue Nervensystem hervorbringenden Epithelbezirke irgendwelche Differenzierung zeigten, bei Stadien von 36 Stunden, also dann, wenn eine Verwachsung von Körper- und Darmepithel erfolgt ist. Ein noch früheres Auswachsen scheint Iwanoff beobachtet zu haben, wenn er beschreibt, daß »vom Moment des Anfangs der Regeneration« zwei parallele Nervenbündel vom vorderen Ende des paarigen Bauchstammes der alten Segmente in das Regenerat hineinwachsen.

Nach meinen Beobachtungen erfolgt ein Auswachsen erst dann, wenn die Ectodermzellen durch eine Basalmembran vom Hämocöl getrennt sind. In den medianen Bezirken des ventralen Körperteils bewahren die Epithelzellen länger als an andern Stellen die Eigenschaft, nicht mit ihrer ganzen Basis mit der Basalmembran in Verbindung zu stehen. Auf diese Weise bleibt zwischen Epithel und Basalmembran ein Hohlraumsystem, das eben von den auswachsenden Nervenfasern benützt wird. Man erhält dann Bilder, ähnlich wie das Taf. I, Abb. 2 von einem älteren Stadium darstellt. Es handelt sich nicht um ein Auswachsen von alten durchschnittenen Nervenfasern, sondern die neuen Fasern stammen aus Bezirken des alten Bauchmarks, die weiter zurückliegen. Die durchschnittenen alten Fasern degenerieren häufig und zeichnen sich dann durch starke Färbbarkeit aus.

Während das alte Bauchmark auswächst, ist die Differenzierung im vorderen Teil des Regenerats schon wesentlich weiter vorangeschritten. Die Ectodermzellen haben sich hier schon epithelartig angeordnet. Nur in der Medianen zeigen dieselben noch die Form, wie sie in Abb. 2 vom hinteren Teil des Regenerationskegels dargestellt sind. Ein Weiterwachsen ist daher in den vordersten Partien sehr erschwert. Hier treten nun sehr kleine spindelförmige Zellen auf, die gleichsam den Weg bahnen und zwischen denen auswachsende Nervenfasern sichtbar sind. Die spindelförmigen (mesodermalen) Zellen stammen aus dem alten Bauchmark und werden später zu Neuroglia. Querschnitte zeigen ganz ähnliche Bilder, wie sie Nusbaum und Iwanoff zur Darstellung brachten: Die Fasermassen zeigen paarige Anordnung. Zwischen den beiden Faserbündeln behalten die Ectodermzellen ihre ursprüngliche Form wie dies weiter oben beschrieben wurde. Solche Zellen beschreibt schon Schultz. Er hält sie für Neurogliazellen. Nusbaum hält diese Zellen für nervöse Elemente, Iwanoff beschreibt dieselben als in einer Reihe angeordnete und in die Länge gezogene Epithelzellen, welche in dünne, in die Masse der Anlage des Nervenstamms eindringende Fäserchen auslaufen. Er erklärt sie für Neuroglia. Ein ähnliches Auffasern beob-

achtete ich bei nicht ganz einwandfreier Konservierung. Bei guter Fixierung aber erkennt man deutlich, daß die Zellen mit der Basalmembran in Verbindung stehen und daß sie Faserbildungen zeigen, die von der Cuticula bis zur Basalmembran (Taf. I, Abb. 2 *Bm*) ziehen (*St*). Es handelt sich also um ganz gewöhnliche Stützzellen. Daß sie später nicht mehr so häufig zu beobachten sind, ist nicht auf eine Umwandlung in Neuroglia zurückzuführen, sondern es erklärt sich dadurch, daß keine Vermehrung dieser Elemente erfolgt, weshalb sie später auseinanderrücken und nun natürlich verhältnismäßig selten zu sehen sind. Ich habe auch bei diesen Zellen Mitosen beobachtet, die Teilung erfolgt nach dem oben schon beschriebenen Schema, nach welchem die eine Hälfte der Zelle die Fasern erhält, die andre Zellhälfte nur auf jüngeren Stadien Fasern neu bildet.

Noch bevor die auswachsenden Fasern das Vorderende des Regenerationskegels erreicht haben, beginnen die Ectodermzellen beiderseits der Mediane sich lebhaft zu teilen. Die Spindel steht im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche. Ähnliche Anordnung zeigen die Zellen des sich bildenden Nervensystems der Arthropoden, wie schon Nusbaum bemerkt. Dadurch entstehen Zellreihen, die auch noch bei älteren Stadien gut sichtbar sind (Taf. I, Abb. 3 *N*). Um ein Heraustreten aus dem Bauchepithel und ein Hinwandern nach den primären Bündeln handelt es sich also nicht, sondern das Epithel wird mehrschichtig, dadurch werden die Faserbündel (*F*) samt der ursprünglichen Basalmembran (*Bm*) immer mehr nach innen gedrückt. Auf diese Weise entsteht allmählich eine paarige Vorwölbung in das Cölom. Es ist das ein rein mechanischer Vorgang, verursacht durch die sich stark teilenden Zellen. Als Antagonisten zu diesem Druck nach innen wirken die oben schon genannten Stützzellen (*St*), die einmal in der Medianen, zum andern lateral vom Bauchmark vorhanden sind. Die Nervenzellen bilden anfänglich eine ziemlich gleichmäßige Schicht (Taf. I, Abb. 3). Allmählich aber kommt es zur Differenzierung von Ganglien. Wie wir bei der Bildung des Cöloms sehen werden, behalten nur die Ectodermzellen, die in nächster Nähe der künftigen Dissepimente liegen und deren Bildung verursachen, ihre starken Fasern. Die durch mitotische Teilung von diesen Faserzellen abstammenden Tochterzellen bilden keine oder doch nur schwache Fasern aus. So kommt es, daß die ursprüngliche Basalmembran in der Nähe der Dissepimente in viel höherem Maße festgehalten wird, als dies zwischen den Dissepimenten der Fall ist. Hier kann die Basalmembran, denn um eine solche handelt es sich immer noch, wie die Genese zeigt, weit ins Cölom vorgebuchtet werden.

Hierzu kommt noch etwas anderes. Die Bildung der Nervenzellen erfolgt anfänglich gleichmäßig entlang der ganzen Mediane, so wie das Taf. I, Abb. 3 zeigt. Später ist die Bildung nervöser Elemente auf zwei eng umgrenzte Stellen jedes Segments rechts und links der Mediane beschränkt (Abb. 30 und 31). Zwischen Ganglienzellen und Epidermis haben sich inzwischen bindegewebige Elemente, Blutgefäße und Muskelzellen eingeschoben (vgl. Abb. 30 *Bg* und *Bdg*). Die Epithelzellen haben eine neue Basalmembran (*Bn*) gebildet, während die ursprüngliche Basalmembran (Abb. 31 *Bu*) das Nervensystem gegen das Cölom ab-

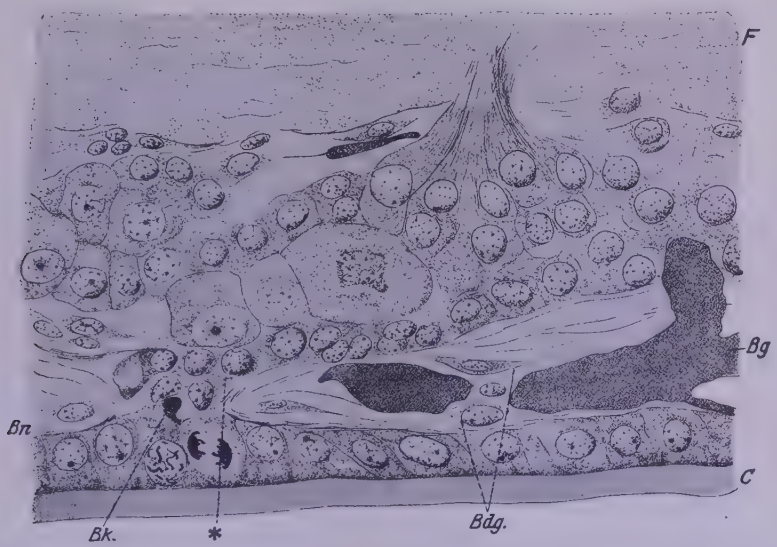

Abb. 30. Querschnitt durch das Bauchmark eines 90 Std. alten Regenerats. * Einwanderung von Nervenzellen aus dem Ectoderm, *Bg*. Blutgefäß, *Bdg*. Bindegewebe, *Bn*. neue Basalmembran, *Bk*. Blutkapillare, *C* Cuticula, *F* Fasermasse. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 5. Vergr. 1053×.

grenzt. Nur an zwei Stellen in jedem Segment ist die Basalmembran (*Bn*) durchbrochen (Abb. 30). Hier tritt eine Blutcapillare (*Bk*) eng an die Epithelzellen heran, manchmal sogar zwischen diese. An diesen Stellen sind fast stets Mitosen zu beobachten und Zellen, die von hier nach dem Bauchmark abgeschoben werden. Die Abb. 31 zeigt einen ganzen Strom solcher Zellen. Diese gliedern sich allmählich dem Nervensystem an und bringen Fibrillen zur Ausbildung. Meist sind es jederseits in jedem Segment vier basale Zellen, auf die sich der ganze Zellenstrom zurückführt. Interessant und von allgemeinerer Bedeutung ist nun, daß die beschriebenen Stellen auch noch bei erwachsenen Tieren mit den Ganglien in engstem Zusammenhang stehen. Von diesen

Stellen aus kann auch noch bei älteren Tieren die Neubildung nervöser Elemente erfolgen, wie gelegentlich auftretende Mitosen zeigen. Dadurch werden die gelegentlich zu beobachtenden degenerierenden Ganglienzellen alter Tiere ersetzt. Eine Abgliederung des unpaaren medianen Nervenstrangs erfolgt viel später durch dorsal einwachsendes Bindegewebe.

Sobald die Parapodien angelegt sind, sendet das Bauchmark in jedem Segment ein Nervenpaar zu diesen Anlagen. Gleichzeitig erfolgt an der ventralen Basis der Parapodien eine starke Vermehrung der

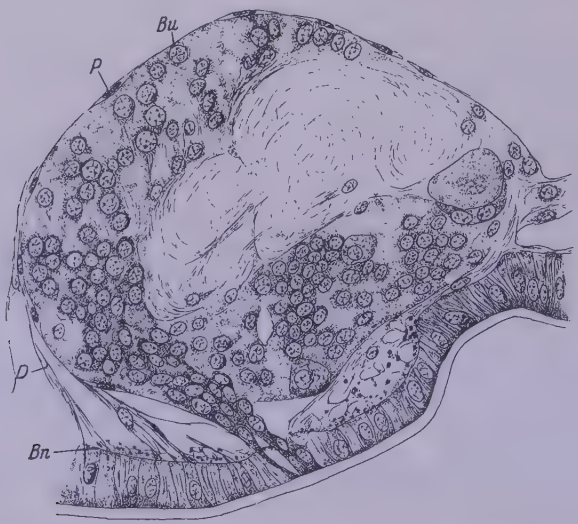

Abb. 31. Längsschnitt durch das Bauchmark eines älteren Regenerationsstadiums (etwa 6 Tage), einwandernde Ectodermzellen. *Bn.* neugebildete Basalmembran, *Bu.* ursprüngliche Basalmembran, *D* Dissepiment, *P* Peritoneum. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 5. Vergr. 1053 ×.

Epidermiszellen. Dadurch entstehen die Parapodialganglien (Taf. II, Abb. 6 *Pgl*).

In etwas andrer Weise beschreibt NUSBAUM (1905) die Entstehung des Bauchmarks bei *Amphiglene* und *Nerine*. Nach ihm erfolgt unmittelbar an der Stelle, wo die ventrale Darmwand in das Ectoderm übergeht, eine rege Zellenvermehrung. Die heraustretenden Zellen treten in das Bauchmark ein. Indem der Kegel weiterwächst, bleibt die Anlage noch längere Zeit mit dem Ectoderm der ventromedialen Seite des Kegels in Zusammenhang, wodurch die Bildung von Nervenzellen entlang der ganzen ventromedialen Strecke erfolgt.

Die weitere Ausgestaltung des Bauchmarks wird weder von NUSBAUM noch von sonst einem Autor beschrieben. Sämtliche Autoren,

die sich mit der Regeneration polychäter Anneliden befaßten, stimmen bezüglich einer paarigen Anlage des Bauchmarks überein, ebenso erscheint allen eine Beteiligung des alten Bauchmarks wahrscheinlich. Bei Oligochäten scheinen die Verhältnisse bei verschiedenen Formen verschieden zu sein. Eine ausführliche Literaturbesprechung findet sich bei Abel (1903) und bei Tirala (1913). Iwanoff führt die Unterschiede in der Regenerationsweise auf verschiedene Organisationshöhe zurück.

Das Gehirn von *Diopatra* legt sich gänzlich unabhängig vom Bauchmark an. Bemerkenswert ist, daß sich die drei Teile des Gehirns nicht gleichzeitig anlegen; auffallend ist weiterhin die verschiedene Art ihrer Entstehung.

Zuerst legt sich das Mittelhirn (Abb. 32) an. Bei Stadien von 28 Stunden zeigt es sich als Ectodermverdickung. Diese kommt auf ganz ähnliche Weise wie die des Bauchmarks zustande. Die Zellen teilen sich lebhaft, wobei die Spindel senkrecht zur Cuticula steht. Auf diese Weise entstehen Zellreihen (Abb. 32), ganz ähnlich wie ich sie beim Bauchmark beschrieb. Auch hier wird die Basalmembran (*Bm*) weit nach innen vorgedrängt. Die die Anlage umgebenden Zellen des Epithels (*Ep*) behalten ihre ursprüngliche Form, wie das die Abb. 32 zeigt. Auf diese Weise haben Phagocyten (*Ph*) und Trophocyten (*Tr*) Zugang. Sie finden sich auch immer in großer Zahl.

Mittlerweile ist die Umwachsung des Darms durch die Bauchmarkfaserstränge erfolgt. Mit der Fasermasse des so entstandenen Schlundrings verflechten sich bald die vom Mittelhirn aus entstehenden Fasern zu einer Einheit. Auf diesem Stadium ist es schwierig, den Faserverlauf festzustellen, doch gelang es mir wenigstens nachzuweisen, daß die Tentakelanlagen bereits auf sehr frühem Stadium von der Schlundcommissur Faserbündel erhalten. Gleichzeitig wandern einzelne Nervenzellen mit in die Tentakel ein.

Sehr früh differenzieren sich die Sinneszellen der »aire sensitive« (Taf. I, Abb. 4 *Sz*). Einzelne Zellen der Epidermis erhalten langgestreckte Form und bilden einen Fortsatz mit feiner Fibrille. Das Plasma dieser Zellen ist sehr fein gekörnt und zeichnet sich durch starke Färbbarkeit aus. Dem Fortsatz dieser Sinneszelle sendet eine bipolare Ganglienzelle einen Fortsatz entgegen. Die Nervenfasern der Sinneszellen verlaufen meist zwischen den oben beschriebenen Zellreihen des Mittelhirns, weshalb auch die bipolaren Schaltelemente (*S*) etwas aus der Reihe herausrücken (vgl. Taf. I, Abb. 4). Meist handelt es sich nur um eine solche Schaltzelle, gelegentlich sind es auch deren

zwei. Die Fibrillen der Schaltelemente verlieren sich in der Fasermasse (*F*) des Mittelhirns; sie weiter zu verfolgen, gelang mir nicht.

Das Vorderhirn (Abb. 33 *Vh*) entsteht wesentlich später. Schon entsprechend seiner Lage wäre eine Entstehungsweise, wie wir sie beim

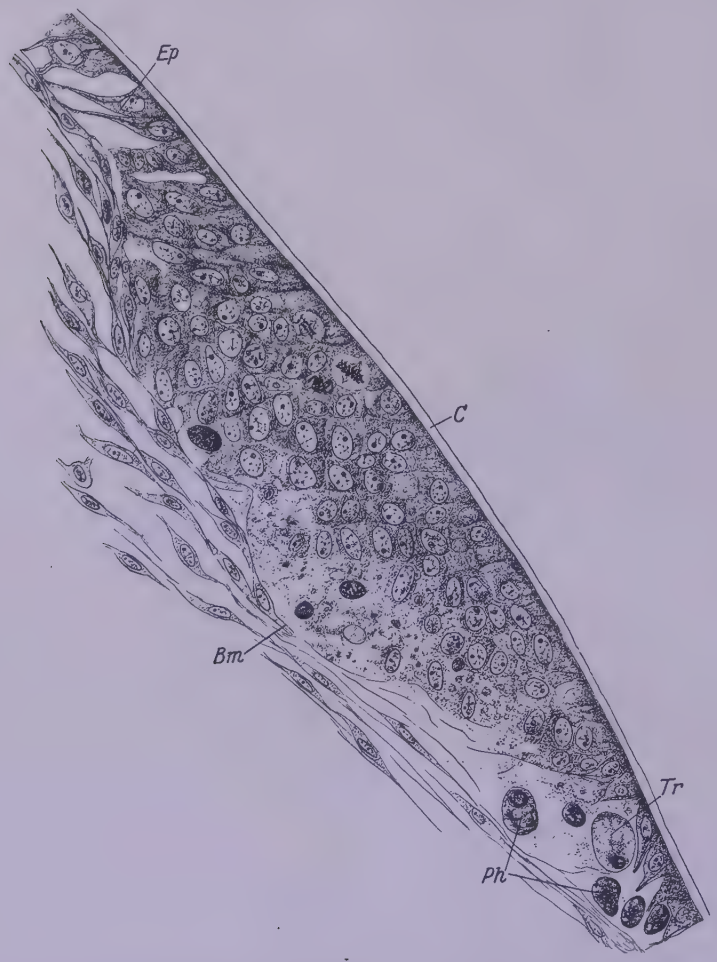

Abb. 32. Anlage des Mittelhirns. *Bm.* Basalmembran, *C* Cuticula, *Ep.* Epidermis, *Tr.* Trophocyt, *Ph.* Phagocyt. Susafixierung, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 3. Vergr. 960 ×.

Mittelhirn trafen, unmöglich. Man erkennt auch hier wieder, wie sehr die Regenerationsweise durch den Körperbau bedingt ist. Für eine Einwanderung ectodermaler Zellen zur Bildung des Vorderhirns kommen nur zwei schmale Streifen zwischen den Palpenanlagen (*P*) und den Anlagen der Stummelfühler (*St*) in Frage, wie das die Abb. 33 deutlich

zeigt. Das Vorderhirn wird also paarig angelegt, wie es auch beim erwachsenen Tier noch paarigen Bau zeigt. Die Ganglienzellen bilden sehr bald Fibrillen aus, welche mit der Fibrillenmasse des Mittelhirns (*Mh*) in Verbindung treten. Zwei starke Äste, die auch Fibrillen vom Mittelhirn erhalten, verbinden das Vorderhirn mit den Ösophagealganglien (*Oegl*), von denen wiederum je ein starker Nerv, der dem Oesophagus lateral anliegt, ausgeht. Das Ösophagealnervensystem zeigt

Abb. 33. Längsschnitt durch den Kopf eines 88 Stunden alten Regenerats zeigt die Anlage von Vorder- und Mittelhirn und Oesophagealganglion. *Bl.* Blutlacune, *Mh.* Anlage des Mittelhirns, *Oegl.* Anlage des Oesophagialganglions, *Vh.* Anlage des Vorderhirns, *P.* Palpenanlage, T_2. Tentakel T_2, *Nu.* Anlage des Nuchalorgans, *St.* Stummelfühler. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Obj. 7, Oc. 1. Vergr. 205×.

segmentale Anhäufung von Ganglienzellen, welche dem Ectoderm des Oesophagus ihre Entstehung verdanken. Zu bemerken ist, daß dieses Schlundnervensystem gänzlich im Ectoderm liegt.

Das Hinterhirn zeigt ebenfalls paarige Anlage. Es entsteht durch Einwanderung von Zellen an der hinteren Basis der Tentakel T_2. Es tritt früh in Verbindung mit dem Nuchalorgan (Abb. 33 *Nu*). In welcher Weise diese Verbindung erfolgt, konnte ich nicht restlos klarstellen, da die gewöhnlichen Fixierungsmethoden in dieser Hinsicht keine brauchbaren Resultate lieferten.

Auch bezüglich der Entstehung des Gehirns kommt Nusbaum (1905) zu andern Ergebnissen, als ich sie eben darstellte. Bei *Amphiglene* treten nach seinen Beobachtungen am 3. Tag zahlreiche Zellen aus dem Ectoderm. Diese erlangen bald mesenchymatisches Aussehen und bilden eine Art Reticulum. Bald kommen hierzu mesodermale Elemente. Ein Teil dieser aus dem Ectoderm hervorgetretenen Zellen, die noch längere Zeit mit dem letzteren innig zusammenhängen, bildet mehr kompakte paarige Anhäufungen, welche die Anlagen der Gehirnganglien und der Schlundcommissur darstellen.

Nach Iwanoff (1908) besteht die gesamte Gehirnmasse aus Ectodermzellen, welche vom stark verdickten Epithel der vorderen Prostomiumwand in die Leibeshöhle wandern. Seine Beobachtungen stimmen also mit denen von Nusbaum im wesentlichen überein, insofern beide ein Einwandern von Ectodermzellen in die Leibeshöhle wahrscheinlich machen. Ein solches Einwandern findet bei *Diopatra* nur zur Bildung des Vorderhirns statt, während Mittelhirn und Hinterhirn einfach als stark verdicktes Ectoderm aufzufassen sind, die durch die ursprüngliche Basalmembran nach innen abgegrenzt sind. Die Anlage des Hinterhirns zeigt nie die reihenförmige Anordnung der Zellen, sondern sie ist durch zwei regellose Zellhaufen, aber, im Unterschied vom Vorderhirn, außerhalb der Basalmembran dargestellt.

Die von Nusbaum und Iwanoff studierten Fälle von Regeneration bei Polychäten erinnern hinsichtlich der Anlage des Nervensystems an die Regenerationsweise vieler Oligochäten, bei welchen die Bildung des Gehirns ebenfalls aus subepithelialen Elementen erfolgt, die jederseits vom Darm Anhäufungen ectodermaler Elemente bilden, aus denen sich die Oberschlundganglien entwickeln (vgl. Iwanoff 1903).

3. Muskulatur.

Fast alle Autoren, die sich bisher mit der Regeneration polychäter Anneliden beschäftigt haben, sind sich darüber einig, daß die gesamte Muskulatur sich vom Ectoderm ableitet.

Da wären zunächst die Untersuchungen von A. Michel (1898) zu nennen. Er leitet sowohl Längs- als Ringmuskulatur direkt von Epidermiszellen ab. Die Muskelfibrillen stehen nach ihm in Verbindung mit den Epidermiszellen.

E. Schultz (1899), der allerdings nur die Regeneration des Hinterendes untersucht hat, kommt zu folgendem Ergebnis: Am hindersten, auswachsenden Körperende beginnen auf der Ventralseite Ectodermzellen zu immigrieren. Daraus bildet sich das Cölomepithel. Die ersten Bildungen, die aus letzterem entstehen, sind die Längsmuskeln. Er kommt also zu ähnlichem Ergebnis wie Malaquin (1893); der bei *Syllis* und *Eusyllis* alle somatischen Muskeln von der Somatopleura ableitet.

J. Nusbaum (1905) schließt sich in seinen Ergebnissen eng an Kleinenbergs Neuromuskeltheorie an. Bekanntlich leiten sich nach Kleinenberg ontogenetisch wie bei der Regeneration Bauchmark und Muskulatur von derselben Anlage ab, welche aus paarigen Ectodermwucherungen hervorgeht. Dieser Wucherung entsprechen entwicklungsgeschichtlich die »Bauchplatten«, aus denen nicht nur Bauchmark, sondern der größte Teil aller Annelidenorgane hervorgeht. Die »Neuromuskelanlage« Nusbaums entspricht dieser Ectodermwucherung. Nach seinen Untersuchungen lassen sich an der Ventralseite im Ectoderm folgende Anlagenkomplexe feststellen: medial die sogenannten Gliazellen, rechts und links davon die Anlagen des Bauchmarks, weiter nach außen die Anlagen der Längsmuskulatur, darauf folgt jederseits ventrolateral die Anlage des cölomatischen Gewebes und endlich lateral die Parapodienanlage. Die dorsale Längsmuskulatur leitet Nusbaum von der ventralen ab: Die künftigen dorsalen Abschnitte schnüren sich früh ab und gehen an die Dorsalseite, während die ventralen Abschnitte noch längere Zeit mit dem Ectoderm der Bauchseite in Verbindung stehen. Die Trennung der beiden Anlagen erfolgt durch die sich entwickelnden Borstenanlagen. Die Ringmuskulatur entwickelt sich nach Nusbaum im Ectoderm selbst, dadurch, daß die tieferen Ectodermzellen basal zusammenfließen. In diesen Zellen entwickelt sich dann die contractile Substanz.

Zur Frage der Neuromuskelanlage bemerkt Iwanoff 1908: »trotz sorgfältigen Studiums von Schnittserien durch das Hinterende von *Spirographis* habe ich die Anlagen zu den Seiten der Anlage des Bauchnervenstammes nicht bemerken können, aus denen nach Nusbaum die Längsmuskeln hervorgehen sollen.« Schon 1907 bemerkt Iwanoff, daß er »niemals einen solchen Zusammenhang zwischen den Anlagen der Längsmuskulatur und dem Nervenstamme gesehen habe«. Dazu ist zu bemerken, daß sowohl Nusbaum als Iwanoff ihre Untersuchungen unter anderem an *Nerine* gemacht haben.

Was die Bildung von Muskelfibrillen bei der Regenration betrifft, so existieren bis jetzt nur Untersuchungen von Nusbaum. Nach seinen Beobachtungen erscheinen in den Anlagen der Längsmuskulatur längliche, mehrkernige Zellen, die sich in einen zentralen, die Kerne enthaltenden und einen distalen, nur aus Plasma bestehenden Abschnitt differenzieren. Dieser letztere Abschnitt plattet sich stark ab und es entsteht die contractile Substanz in Form einer offenen Rinne.

Eine Beteiligung der alten Muskulatur ist durch die Untersuchungen von Nusbaum und Iwanoff sehr wahrscheinlich gemacht. Ich beobachtete auch bei *Diopatra* ein Auswandern von Muskelzellen aus der alten Längsmuskulatur. In andern Punkten aber kam ich zu ziemlich abweichenden Ergebnissen. Vor allem steht bei *Diopatra* fest, daß sich die Muskulatur nicht vom Ectoderm des Regenerationskegels ableitet, daß sie sich vielmehr aus den einwandernden Regenerationszellen bildet. Welchen Ursprungs diese sind, können nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen feststellen.

Bald nachdem die Umwachsung durch das Ectoderm erfolgt ist, zeigen die durchschnittenen Muskelfasern vorn eine Auffaserung, wie

das in Taf. II, Abb. 5 zu sehen ist. Auf diesem Stadium zeigt sich auch schon, daß die Regenerationszellen mit pseudopodienartigen Fortsätzen mit den Fibrillenbündeln in engste Verbindung treten. Weitere Zellen schließen sich an und es bilden sich Zellreihen (vgl. die Abbildung). Sehr früh werden diese Zellreihen durch Fibrillen verbunden. Die Muskelfibrillen liegen ganz in Plasma eingebettet. Der Kern liegt den Fibrillen außen an, so wie das die Abb. 34 darstellt. Das Plasma

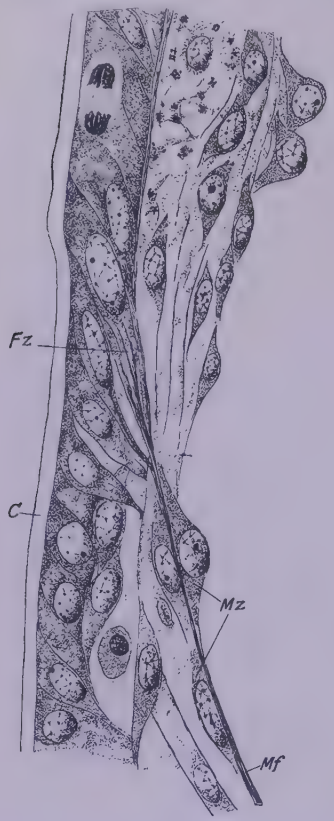

Abb. 34 a.

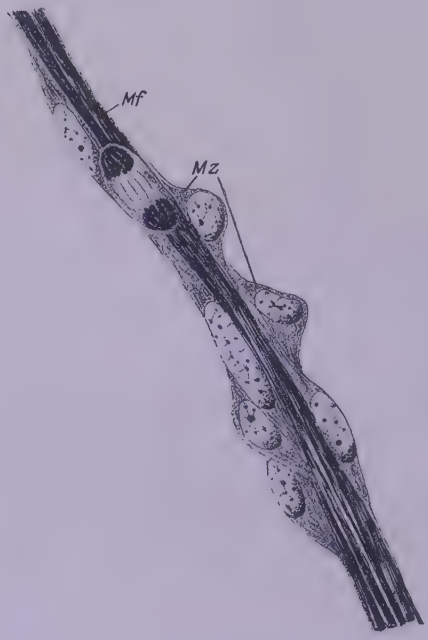

Abb. 34 b.

Abb. 34 a und b. Transversalmuskulatur. *C.* Cuticula. *Fz.* Ectodermale Faserzelle, *Mf.* Muskelfaser, *Mz.* Muskelzellen. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1264×.

besitzt feinfaserige Beschaffenheit (Abb. 34 *b*). Es ist möglich, daß aus diesen Plasmafäserchen die Muskelfibrillen hervorgehen.

Taf. II, Abb. 6 zeigt die beschriebenen Verhältnisse wesentlich besser. Die Mitte des Gesichtsfeldes wird durch die Anlage des rechten ventralen Längsmuskelbündels eingenommen. Diese ist auf dem schon verhältnismäßig alten Stadium allseitig begrenzt: links vom Bauchmark (*Bm*) ventral von der Basalmembran (*Ba*) des Ectoderms, rechts von der Parapodienbasis und dorsal vom Peritonealepithel (*Pe*). An erstgenannten

beiden Seiten ist die Längsmuskelanlage von Anfang an deutlich abgegrenzt. Die Genese des Nervensystems zeigte, daß das entstehende Bauchmark eine Vorwölbung der Basalmembran des Ectoderms verursacht. Diese ursprüngliche Basalmembran ist auch auf dem in Taf. II, Abb. 6 dargestellten Stadium noch sichtbar als äußerst feine Membran (*Ba*), der im Bereich des Längsmuskelbündels feine Muskelfibrillen (*Mf*) angelagert sind. Links oben ist diese Basalmembran durchbrochen. Hier erfolgt eine Auswanderung mesodermaler Elemente (*Ms*) aus der Längsmuskellage ins Ectoderm, d. h. in das Hohlraumsystem zwischen Basalmembran und Ectodermzellen, die hier ihre ursprüngliche Gestalt noch bewahrt haben. Diese Ectodermzellen (*EpM*) zeigen Faserbildung, es handelt sich nämlich hier um die Anlage der Transversalmuskulatur. Diese entsteht zunächst dadurch, daß einzelne Epithelzellen Fortsätze mit Fasern ausbilden, welchen sich bald die aus der Längsmuskelanlage auswandernden mesodermalen Elemente anlagern. Dies zeigt sehr hübsch die Abb. 34 *a*. Es handelt sich hier um die dorsolaterale Insertionsstelle des linken Transversalmuskels, von dem ein Teil in Abb. 34 *b* dargestellt ist. Iwanoff hat übrigens auch schon ähnliches beobachtet, aber er betrachtet die den Fasern der Epithelmuskelzellen sich anlagernden Zellen als Abkömmlinge des Ectoderms, die sich der Faser entlang nach innen schieben sollen. Die Abb. 4 und 5, Taf. I (Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1907) sind aber keineswegs geeignet, diese Ansicht zu stützen.

Über die Genese der contractilen Substanz gibt Taf. II, Abb. 6 folgende Aufschlüsse. Einmal ist klar ersichtlich, daß die Bildung ventral direkt an der Basalmembran (*Ba*) des Ectoderms beginnt und nach dorsal fortschreitet. Der Basalmembran dicht anliegend findet man feinste Fibrillen. Oft macht es sogar den Eindruck, als handelte es sich einfach um Verdickungen der Basalmembran (*Ba*). Bei Anwendung stärkster Vergrößerungssysteme erkannte ich aber, daß es sich um Fibrillenbündel mit kreisförmiger Anordnung der einzelnen Fibrillen handelt. Auf andern Querschnitten ist die Zahl der Einzelfibrillen viel größer, außerdem sind sie hufeisenförmig angeordnet, wie übrigens in der Taf. II, Abb. 6 rechts im Gesichtsfeld auch zu sehen ist. Gelegentlich findet man auch den zugehörigen Zellkern. Es handelt sich also bei diesen der Basalmembran anliegenden Fibrillenbündeln um die ältesten Teile der sich bildenden Längsmuskulatur. Annähernd in der Mitte des Gesichtsfeldes sind in Abb. 7 zwei Querschnitte von Muskelzellen zu sehen, die in sehr deutlicher Weise die charakteristische Anordnung der Fibrillen in Beziehung zum Kern zeigen. Immer befindet

sich die contractile Substanz ventral vom Zellkern, sowohl in den ventralen als in den dorsalen Längsmuskelstämmen. Sie tritt zunächst in Form einer einzigen Fibrille auf, so wie das die Zelle rechts zeigt. Bald werden es mehrere Fibrillen, die die charakteristische hufeisenförmige Anordnung aufweisen (man vgl. die Zelle links). Allmählich, bei immer größer werdender Fibrillenzahl, erhält man die für das fertige Tier charakteristische bandförmige Anordnung der contractilen Substanz (vgl. Taf. II, Abb. 7). Auch auf diesem Stadium kommen die Fibrillen noch ventral vom Kern zu liegen. Erst später verursacht Platzmangel Unregelmäßigkeiten.

Nicht alle Zellen der Längsmuskelanlage differenzieren sich zu Muskelzellen. Manche von ihnen erlangen bindegewebigen Charakter. Diese Zellen bilden ein lockeres Maschenwerk (Taf. II, Abb. 7 *Bm*), in welchem die Muskelzellen liegen. Nicht alle Maschen sind jedoch von letzteren ausgefüllt; so entsteht im Muskelbündel ein regelloses Hohlraumsystem (*H*), an welches fast alle Muskelzellen unmittelbar angrenzen (Taf. II, Abb. 7).

Die Ringmuskulatur entsteht bei *Diopatra* in nächster Nähe der Basalmembran des Ectoderms. Aus solcher Nachbarschaft allein schon ectodermale Herkunft folgern zu wollen, wie das Abel (1902) tut, ist nicht berechtigt. Stets beobachtete ich zwischen Ectoderm und Ringmuskulatur eine Basalmembran. Diese ist von den Faserbildungen der Ectodermzellen durchsetzt, welche, wie ich schon eingangs schilderte, mit mesodermalen Elementen in Beziehung stehen. Infolge der Ausbildung des Cöloms werden nun diese mesodermalen Elemente samt den mit ihnen in Verbindung stehenden Faserfortsätzen des Ectoderms buchstäblich an die Wand gedrückt. Auf diesem Stadium, wohl infolge von Zug- und Druckwirkungen der Cölomflüssigkeit, bilden sich in den dem Ectoderm am nächsten liegenden mesodermalen Elementen Muskelfibrillen. Diese Zellen werden dadurch zu Ringmuskelzellen. Die Fibrillen zeigen in der Ringmuskulatur nie die für die Längsmuskulatur charakteristische Anordnung, sie liegen ziemlich regellos. Durch die Faserbildungen des Ectoderms wird von Anfang an eine sehr feste Verbindung von Ectoderm und Ringmuskulatur gewährleistet.

Meine Ergebnisse weichen also von denen andrer Autoren in verschiedener Hinsicht ab. Dies zeigt wiederum deutlich, daß es bei den Polychäten kein einheitliches Regenerationsschema gibt, weiterhin, wie gefährlich es wäre, aus den wenigen, bis jetzt vorliegenden Untersuchungen, allgemeine Schlüsse ziehen zu wollen.

Daß nicht von vornherein bei Polychäten ein solches Schema zu erwarten ist, das zeigen die Parallelluntersuchungen bei Oligochäten.

So fand Bülow (1883) bei *Lumbriculus*, daß die Muskelplatten und die sonstigen muskulösen Elemente mesodermalen Ursprungs sind. Randolph leitet die Muskulatur von Neoblasten ab, Hepke (1898) von Mesodermzellen, die allmählich zu Längsmuskelplatten auswachsen. Dagegen schreibt er der Ringmuskulatur ectodermale Herkunft zu — es handelt sich um Zellen, die aus dem Ectoderm austreten und sich der Innenwand der Epidermis anlegen.

Abel (1902) findet die Ringmuskulatur stets dicht dem Epiderm anliegend und folgert aus dieser Tatsache, daß sie vom Ectoderm produziert werde. Die Längsmuskulatur verdankt ihre Entstehung zum großen Teil indifferentem ectodermalem Bildungsmaterial, wenigstens die ventrale Längsmuskulatur, während die dorsale aus Zellen gebildet zu werden scheint, welche sich dorsal vom Ectoderm loslösen und in die Leibeshöhle einwandern.

v. Wagner (1900) leitet sämtliche Muskulatur vom Ectoderm ab.

Iwanoff (1903) beschreibt von *Lumbriculus*, daß die Längsmuskulatur und augenscheinlich auch die Ringmuskulatur der Leibeswand und außerdem die Muskulatur des Darmes sich von Mesodermelementen ableiten. Weiterhin beobachtet Iwanoff eine Beteiligung der alten Muskulatur.

Krecker (1913) endlich fand bei *Tubifex* und *Limnodrilus*, daß die Längsmuskulatur aus einwandernden Muskelzellen, die Ringmuskulatur dagegen aus den basalen Enden der Ectodermzellen entsteht.

4. Cölom und Gefäßsystem.

Beide zeigen in ihrer Anlage viel Gemeinsames, so daß sie zusammen besprochen werden können. Ich kann dabei an die Tatsachen anknüpfen, wie sie im Abschnitt »Wundverschluß und Anfänge der Regeneration« zur Darstellung gelangten.

Wir stellten fest, daß nach Verwachsung von Körper- und Darmepithel zwischen beiden Epithelien durch Einwanderung der Regenerationszellen ein lockeres mesodermales Gewebe zustande kommt, das aber bereits Richtung zeigt. In den Gewebslücken circuliert Blutflüssigkeit. So entsteht zunächst ein Lacunensystem. Einzelne dieser Lacunen, besonders dorsal gelegene, zeigen bereits auf frühen Stadien eine beträchtliche Längserstreckung. Eine solche ist auch bei andern Lacunen zu konstatieren. Dies ist schon durch die Anordnung der einwandernden Regenerationszellen und durch das Wachstum des Regenerationskegels bedingt. Die viel beträchtlichere Längserstreckung der dorsalen und bald auch der ventralen Lacunen aber kann durch die rein mechanische Wirkung des von den alten Gefäßen in das Lacunensystem des Regenerationskegels hineingepreßten Blutes erklärt werden. Die Wandungen dieser Gefäße — als solche kann man die genannten Lacunen nun schon mit Recht bezeichnen — unterscheiden sich bald von den Wandungen

der gewöhnlichen Lacunen. Dies zeigt deutlich ein Vergleich der Abb. 35 und 36. Abb. 35 stellt einen Ausschnitt aus dem periintestinalen Lacunensystem dar. Die mesodermalen Elemente haben sich locker zusammengeschlossen und ein außerordentlich feines Häutchen, einer Basalmembran vergleichbar, zur Entwicklung gebracht. Die Zellen bewahren aber im übrigen durchaus ihren mesenchymatischen Charakter, bilden

Abb. 35. Teil des Darmblutlacunensystems. *C.* Cölom, *Bk.* Blutlacunen, *D.* Darm. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 536 ×.

Ausläufer, mit welchen sie mit Nachbarzellen in Verbindung treten, und zeigen Faserstrukturen, die zur Festigung des Gewebes dienen. Wesentlich veränderte Eigenschaften zeigt dagegen das in Abb. 36 dargestellte Dorsalgefäß. Die Wandzellen (*W*) desselben zeigen nicht mehr den mesenchymatischen Charakter. Sie besitzen nur ganz selten noch Fortsätze, haben sich eng zusammengeschlossen und besitzen plattenförmige Gestalt. Sie überdecken sich zunächst teilweise, doch sind die Zellgrenzen noch deutlich sichtbar. Zu bemerken ist noch, daß die innerste cuticuläre Bildung (*I*) beträchtlich an Dicke zugenommen hat.

Die Abb. 37 zeigt ein wesentlich älteres Stadium bei derselben Vergrößerung. Es sind gegenüber dem in Abb. 36 Dargestellten wesentliche Veränderungen festzustellen. Einmal sind Zellgrenzen fast nicht mehr zu erkennen, wohl aber fand ich an andern Stellen des Gefäßes zwischen diesem syncytialen Zellverband Zellen, die keinerlei Differenzierung zeigen und die sich auch bezüglich ihrer Färbbarkeit von den Regenerationszellen kaum unterscheiden. Die zum Syncytium zusammengeschlossenen Zellen aber zeigen Faserbildungen, zum Teil recht starke Fasern neben feinsten Plasmafäserchen. Später sind die Fasern eng zusammengeschlossen und treten in enge Verbindung mit dem cuticulären Innenhäutchen des Gefäßes. Sie zeigen ringförmige Anordnung wie bei den Blutgefäßen erwachsener Tiere. Längsmuskulatur habe ich nie beobachtet, auch nicht bei den Bulbuli, obwohl sich hier bei dem erwachsenen Tier noch eine der Ringmuskulatur aufgelagerte Schrägmuskelschicht findet.

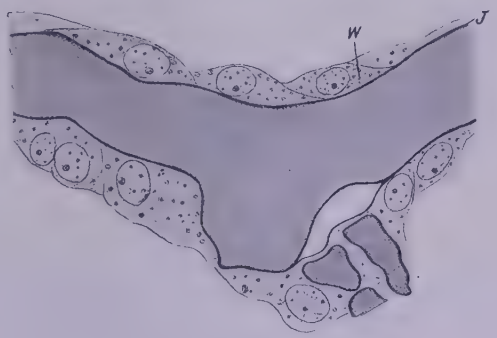

Abb. 36. Längsschnitt durch die Anlage eines Dorsalgefäßes. *I.* Intima, *W.* Wandzellen. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1264×.

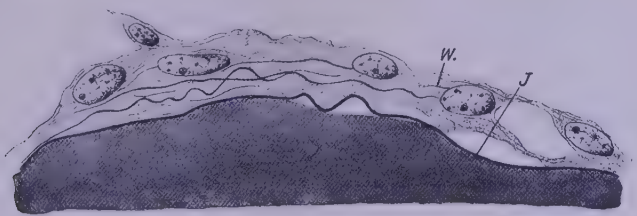

Abb. 37. Querschnitt durch ein Dorsalgefäß eines älteren Regenerats. *I.* Intima, *W.* Wandzellen mit Fasern. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1264×.

Damit wäre die Histogenese der Blutgefäßwandung im wesentlichen beendet. Auf diese Weise hat sich auf verhältnismäßig einfache Art das vielumstrittene Problem des Baues der Blutgefäße der Anneliden lösen lassen. Auf Grund der oben beschriebenen Beobachtungen können wir folgendes feststellen: Intima wie auch Muscularis sind Bildungen derselben Zellen. Erstere wird bereits auf sehr frühem Stadium gebildet in Form eines cuticulären Häutchens als Abschluß der Zellen gegen ein

anderes Medium. Durch Verdickung dieses Häutchens entsteht die spätere Intima. Die Muskelfasern entstehen, wohl durch mechanische Inanspruchnahme der Gefäße durch den Druck des durchfließenden Blutes, in denselben Zellen, durch welche die Bildung der Intima erfolgte, bzw. in dem aus jenen Zellen hervorgehenden Syncytium.

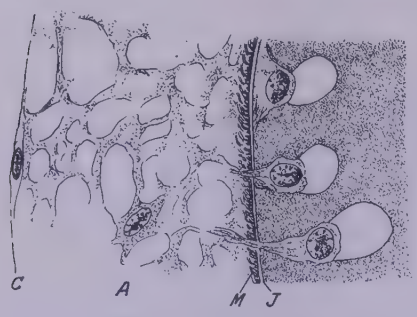

Abb. 38. Wandung eines Bulbus. Einwandernde Zellen. *A.* Adventitia, *C.* Cölomepithel, *I.* Intima, *M.* Muskularis. FLEMMING, Anilinsafranin. LEITZ, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 5. Vergr. 1264×.

Die größten Schwierigkeiten bereitete die Lösung der Endothelfrage. Häufig findet man der Intima innen anliegend mehr oder weniger stark abgeplattete Zellen. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man leicht zu dem Ergebnis kommen, es sei ein Endothel vorhanden. Schnittserien von 2—4 μ zeigten mir bei Flemmingfixierung und Anilinsafraninfärbung, daß die vermeintlichen Endothelzellen stets mit der Adventitia in Verbindung stehen, wie das die Abb. 38 zeigt. Beobachtung jüngerer Regenerate zeigte mir alle Stadien der Einwanderung dieser Zellen. Es handelt sich um undifferenzierte mesodermale Elemente, die sich ursprünglich in der Adventitia befinden. In Abb. 39 ist die beginnende Einwanderung zu sehen. Auffällig sind die den Zellen aufsitzenden Blasen (Abb. 38). Schon vor Durchtritt des Zellkerns zeigt sich ein Strom feinster Granulen (Abb. 39), der in einer Blase endet. Die erste Vermutung war, es könnte sich um irgendwelche Macerationsprodukte handeln; die Regelmäßigkeit des Auftretens vorzugsweise bei regenerierenden Tieren und der gute Erhaltungszustand des übrigen Gewebes läßt diese Vermutung jedoch nicht berechtigt erscheinen. So scheint die Annahme mehr Berechtigung zu haben, es könnte sich um Blutplasmabildung handeln. Hierfür spricht auch, daß gelegentlich die Zellen sich loslösen und nun frei im Blut flottieren. Meist handelt es sich dabei um Tochterzellen der durch die Intima durchgewanderten Elemente. Letztere zeigen gelegentlich Mitosen, wobei eine Tochterzelle zur Blut-

Abb. 39. Wandung eines Bulbus. Zelle eben in Einwanderung begriffen. Erklärung wie Abb. 38. Vergr. 1264×.

zelle wird, die andere aber mit der Blutgefäßwandung in Verbindung bleibt.

Auf die Bildung der Gefäßklappen muß ich noch kurz zu sprechen kommen. Vejdovsky betrachtet die Klappenzellen als umgewandelte Muskelzellen. Diese Annahme ist nach meinen Beobachtungen nicht zutreffend. Es handelt sich nämlich um dieselben indifferenten Zellen, wie ich sie oben beschrieb, die ebenfalls durch Muscularis und Intima

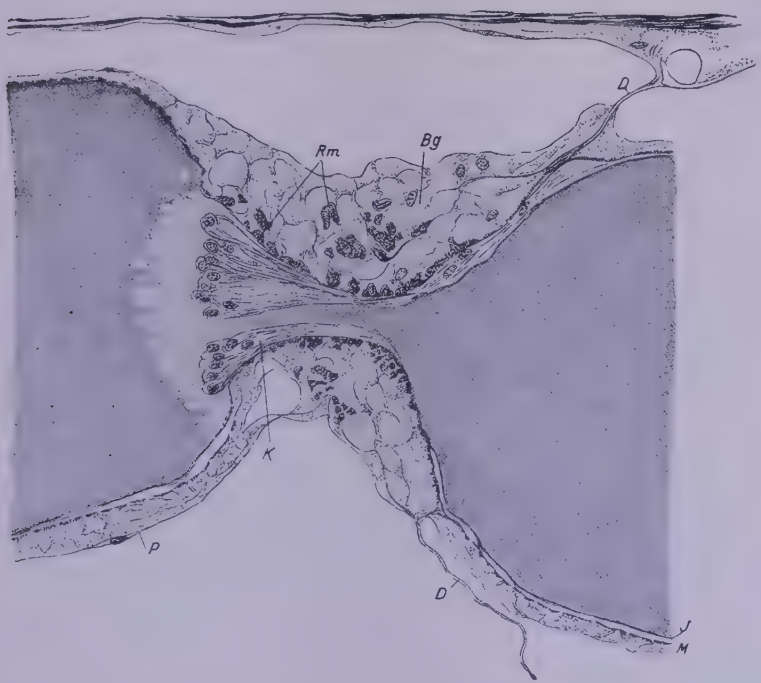

Abb. 40. Längsschnitt durch ein Dorsalgefäß eines älteren Regenerats. *Bg.* Bindegewebe, *D.* Dissepiment, *I.* Intima, *K.* Klappenzellen, *M.* Muskularis, *P.* Peritoneum, *Rm.* Ringmuskulatur des Gefäßes. Flemming, Anilinsafranin. Leitz, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 536×.

einwandern, sich später aber von diesen Zellen durch größere Länge unterscheiden. Ferner unterscheiden sie sich dadurch, daß sie Fasern zur Ausbildung bringen, welche wohl auch durch funktionelle Inanspruchnahme zu erklären sind. Die Abb. 40 zeigt dorsal rechts im Gesichtsfeld, wie die Fortsätze der Klappenzellen sich zwischen Intima und Muscularis schieben, die folgenden Schnitte der Serie zeigen die Verbindung mit der umgebenden Adventitia.

Die Frage nach der Herkunft der die Blutgefäße aufbauenden Elemente wird nicht einheitlich beantwortet.

So leitet Randolph das Blutgefäßsystem von den Neoblasten ab, Makaroff von seitlichen Vorsprüngen der Darmwand, Michel schreibt dem Blutgefäßsystem ectodermale Herkunft zu, da sich das Mesoderm nach ihm vom Ectoderm ableitet. Nach Iwanoff entstehen die Blutgefäße von *Lumbriculus* aus Neoblasten, dagegen sollen sich diejenigen der Polychäten von Mesenchym ectodermaler Herkunft ableiten.

Nusbaum stellt fest, daß sich rings um den Blutsinus lose liegende Zellelemente anhäufen. Diese Elemente entstammen hauptsächlich den alten Gefäßen, deren unmittelbare Verlängerung die Wände der regenerierten Gefäße von Anfang an zu bilden scheinen. In Frage kommen nach Nusbaum weiterhin die in der Nähe der Wunde sich ansammelnden, von der visceralen Schicht des Peritoneums sich abtrennenden Zellen und vielleicht auch einzelne Leukocyten. Bezüglich der Bildung des Lakunensystems weichen die Beobachtungen von Nusbaum (1905) von den meinigen, oben dargestellten, ab. Nusbaum stellt die Bildung des Gefäßsystems folgendermaßen dar: Nachdem die Sinuswandung gebildet ist, fängt dieselbe an in das Innere der Gefäße Zellen zu proliferieren, wodurch dieselben das Aussehen von schwammigen mit Blut gefüllten Bildungen erhalten. Die eingewanderten Zellen sollen im Gefäßinnern zu Blut zerfließen. Iwanoff (1908) nimmt rein ectodermalen Ursprung des Blutgefäßsystems an.

Die morphologische Ausgestaltung des Blutgefäßsystems steht in enger Beziehung zu den sich entwickelnden Dissepimenten. Iwanoff (1901) denkt sich diesen Zusammenhang folgendermaßen: Dorsal- und Ventrallacunen werden durch 6 Paar Ringlacunen verbunden, »diese bilden das erste Anzeichen, möglicherweise auch den Grund der inneren Segmentation in der Anlage der Kopfsegmente«.

Bei der Regeneration der Polychäten beobachtet Iwanoff (1928) Ähnliches. Die Entstehung dieser ersten Metamerie ist ungeklärt. Bei *Nerine* geht nach Iwanoff die Bildung der 9—13 Somitenhöhlen fast gleichzeitig vor sich durch Spaltenbildung. Die Scheidewände bestehen zunächst aus lockerem Gewebe und unregelmäßigen Querbalken, später werden sie flacher, dissepimentartig. Ähnliches gilt für *Lumbriculus*, wo er die Spaltenbildung auf Vermehrung der mesodermalen Elemente und eine damit verbundene Zellverkleinerung, teils auf das Auswachsen der gesamten Kopfanlage und Verengung der Lacunen zurückführt.

Nach Nusbaum (1905 und 1908) dienen zur Bildung der Dissepimente hauptsächlich ectodermale Elemente, die in Querreihen sich von ihren Mutterstätten loslösen.

Bei *Diopatra* erfolgt die Segmentation weder in der von Iwanoff noch in der von Nusbaum beschriebenen Weise. Die Entstehung einer ersten Metamerie, bedingt durch Ausbildung von Ringlacunen, habe ich nie beobachtet, obgleich auch bei *Diopatra* — aber erst viel später — ein Ringlacunensystem festgestellt werden kann.

Die Segmentation geht bei *Diopatra* vom Ectoderm aus. Wieder muß ich auf das Stadium zurückkommen, bei welchem eben eine Vereinigung von Körper- und Darmepithel zustande gekommen ist. Wir sahen da, daß ursprünglich fast jede Zelle Faserbildung zeigt (man vgl.

die Abb. 28). Diese Fasern erstrecken sich weit zwischen die mesodermalen Elemente und gewährleisten dadurch einen hohen Grad von Festigkeit. Spätere Stadien zeigen aus weiter oben angeführtem Grunde lange nicht mehr in allen Zellen Faserbildung. Wenigstens kommen nicht allen Zellen so starke Fasern zu wie denjenigen, die auf Grund der einseitigen Verteilungsweise bei Zellteilungen ihre Fasern von jenen ersten Epithelzellen des Regenerationskegels erhielten. Abb. 41 zeigt deutlich, wie diese Fasern (*Ep*) allmählich immer weiter nach innen

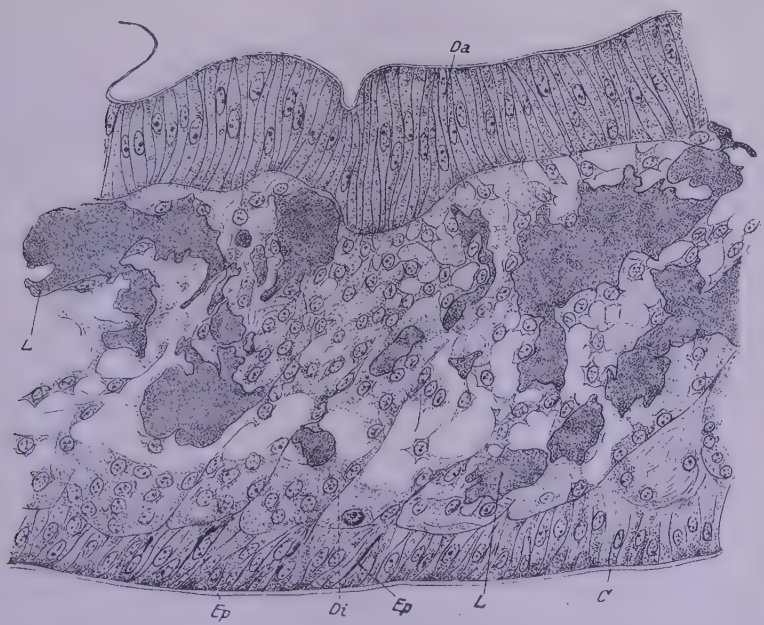

Abb. 41. Längsschnitt durch die ventrale Partie eines Regenerationskegels. *C.* Cuticula, *Da.* Darm, *Di.* Dissepiment, *Ep.* Epidermis mit Fasern, *L.* Lacunen. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 1. Vergr. 536 ×.

wachsen. Mesodermale Elemente legen sich diesen Fasern an, verbinden sich untereinander durch pseudopodienartige Fortsätze. Auf diese Weise bilden sich sukzessiv die Dissepimente (*Di*). In Abb. 41 läßt sich das Fortschreiten dieser Dissepimentbildung verfolgen. Lateroventral treten auch schon die ersten Gewebslücken — die späteren Cölomsäcke — auf, während in Darmnähe noch keine Spur von Segmentierung zu erkennen ist. Wie die Abbildung erkennen läßt, zeichnen sich die Dissepimente durch außerordentliche Feinheit aus. Erst allmählich erfolgt durch die anliegenden Mesodermzellen eine Verdickung dieser Membran. Die Dissepimentbildung beeinflußt natürlich in hohem

Maße das Lacunensystem, welches allmählich zu einem Ringlacunensystem wird. Der Fall liegt also gerade umgekehrt als seither angenommen wurde.

Anfänglich liegen die Lacunen mitten zwischen den Dissepimenten. Je mehr aber die Mesodermzellen sich auf letztere konzentrieren, wird, da die Mesodermzellen ja auch mit den Wandzellen der Blutlacunen in Verbindung stehen, auch das Ringlacunensystem mit an die Dissepimente herangezogen, bzw. durch die sich in den Cölomspalten ansammelnde Cölomflüssigkeit an dieselben gedrückt. Allmählich bilden sich die Ringlacunen zu Ringgefäßen um.

Äußerlich ist auf diesem Stadium von Segmentierung nichts zu erkennen (vgl. Abb. 14). Eine solche, äußerlich sichtbare Segmentierung tritt erst dann auf, wenn die Dissepimente auch am Darm verankert sind.

Wie ich schon bei Schilderung der äußeren Vorgänge der Regeneration bemerkte, erfolgt die Differenzierung der Segmente von vorn nach hinten. Dies wurde auch durch histologische Untersuchungen bestätigt, insofern die Dissepimente zuerst in Kopfnähe auftreten. Die Differenzierungsrichtung ist also umgekehrt wie bei den von Nusbaum untersuchten *Amphiglene-* und *Nerine*-Formen und der von Iwanoff hinsichtlich der Regeneration untersuchten *Spirographis*. Der Widerspruch erklärt sich folgendermaßen: Bei *Amphiglene* und *Nerine* bildet sich das Mesoderm nach Nusbaum ausschließlich, bei *Spirographis* nach Iwanoff wenigstens teilweise auf Kosten des Ectoderms des Kopflappens. Das hier wuchernde Gewebe wird nach hinten verschoben und ist daher in der Nähe der alten Segmente am ältesten. Bei *Diopatra* dagegen erfolgt die Mesodermbildung durch Einwanderung von Regenerationszellen aus dem alten Tier. Die ältesten Elemente liegen daher vorn in Kopfnähe. Dadurch ist also, wenigstens bezüglich des Mesoderms in allen Fällen ein Differenzierungsgefälle vorhanden, in den von Nusbaum und Iwanoff untersuchten Fällen von hinten nach vorn, im Falle von *Diopatra* von vorn nach hinten.

Meine Untersuchungen bezüglich Regeneration der Nephridien sind recht lückenhaft. Dies rührt daher, daß diese Organe in den Thoracalsegmenten sehr klein sind und sich spät anlegen.

III. Organogenese.

1. Tentakel.

Die ersten äußerlich sichtbaren Differenzierungen am Regenerat sind die Tentakelanlagen. Die morphologischen Tatsachen wurden weiter oben schon erörtert. Es handelt sich nun darum, die sich dabei

abspielenden histogenetischen und organogenetischen Vorgänge einer genaueren Analyse zu unterziehen.

Lange bevor äußerlich etwas von einer Tentakelanlage sichtbar ist, ist eine solche auf Schnitten festzustellen. Abb. 42 stellt eine der jüngsten Anlagen dar. Sie ist als solche gekennzeichnet durch einige Zellen, die in besonders starkem Maß Fibrillen (*F*) ausgebildet haben. Die Fibrillen sitzen sowohl der Cuticula als auch der Basalmembran (*B*) an.

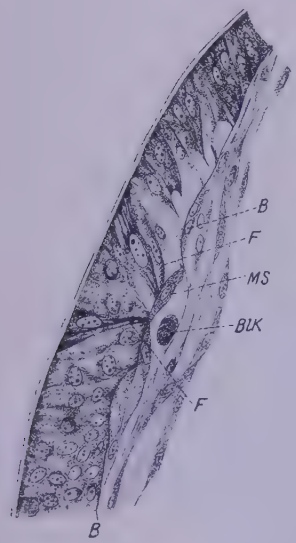

Abb. 42.

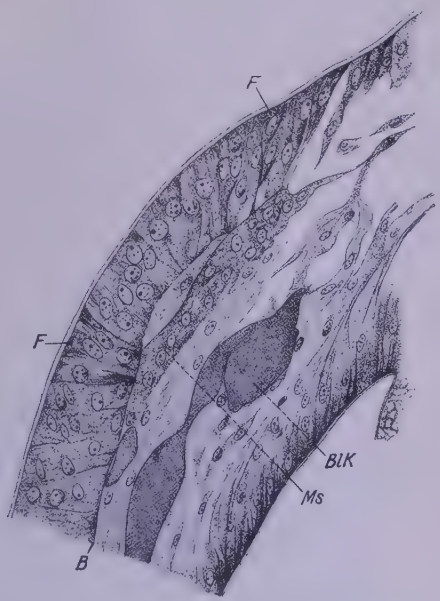

Abb. 43.

Abb. 42. Anlage eines Tentakels eines 34 Stunden alten Regenerats. Medianer Längsschnitt. *B*. Basalmembran, *Blk*. Blutlacune, *F*. Faserzellen. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 3. Vergr. 960×.

Abb. 43. Tentakelanlage eines 40 Stunden alten Regenerats. *B*. Basalmembran, *Blk*. Blutlacune, *F*. Faserzelle, *Ms*. Anhäufung mesodermaler Elemente. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 3. Vergr. 960×.

Faserfortsätze nach innen habe ich bei diesen Zellen nie beobachtet. Die Basalmembran erscheint an dieser Stelle schwach vorgewölbt. Hier findet sich stets eine Anhäufung von Mesodermzellen (*Ms*), die sich mit Säurefuchsin stark färben, außerdem eine Blutlacune (*Blk*).

Das Stadium von Abb. 43 läßt auch bereits äußerlich eine schwache Vorwölbung (vgl. Abb. 44) erkennen. Dieser Schnitt zeigt viel deutlicher als Abb. 42 die wichtigsten Teile einer Tentakelanlage: die Faserzellen (*F*), die vorgewölbte Basalmembran (*B*), die Anhäufung mesodermaler Elemente (*Ms*) in dieser Vorwölbung und endlich die Blut-

lacunen (*Blk*). Daß die Faserbildungen der Faserzellen durch Zugwirkung entstehen, ist durch folgende Überlegung sehr wahrscheinlich gemacht: A und B seine zwei Epidermiszellen (siehe Abb. 45), die in a und b an der Cuticula und a_1 und b_1 an der Basalmembran inserieren. Wird nun die Basalmembran durch den Druck der Blutlacunen und

Abb. 44. Längsschnitt durch einen 42 Stunden alten Regenerationskegel. *Bm.* Bauchmark. *B.* Blutlacune, *D.* Darm, *Kf.* Kolossalfaser, *Mh.* Anlage des Mittelhirns, *St.* Anlage eines Stummelfühlers, T_1. Mediane Tentakelanlage, * Grenze von Regenerant und Regenerat. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Obj. 3, Oc. 5. Vergr. 103×.

der sich immer zahlreicher ansammelnden Mesodermalelemente vorgewölbt, so liegt die Insertionsstelle von A in a_2, die von B in b_2. Dabei ist $a_1b_1 = \text{arc}\, a_2b_2$. Aus der Abbildung geht deutlich hervor, daß $aa_2 > aa_1$, $bb_2 > bb_1$. Es erfolgt also, obwohl die Basalmembran der Cuticula genähert wird, eine Streckung der Zellen A und B. Daß aber solche Zugwirkungen häufig Ursache von Faserbildungen sind, ist eine altbekannte Tatsache.

Im folgenden ist nun interessant zu verfolgen, in welch verschiedenem Maße auf verschiedenen Stadien die oben angeführten Teile der Tentakelanlage an deren Ausgestaltung beteiligt sind. Abb. 46 zeigt kein stärkeres Hervortreten der Anlage nach außen. Faserzellen (*F*) und Basalmembran (*B*) zeigen dieselben Eigenschaften wie in Abb. 43. Auf diesem Stadium sind es hauptsächlich die Derivate der umgebenden Epidermis, die zur Ausgestaltung des mesodermalen Sockels des Tentakels beitragen, nämlich vor der Tentakelanlage das Mittelhirn (*Mh*) und hinter derselben das Hinterhirn (der Schnitt ist median geführt, die Hinterhirnganglien sind daher nicht sichtbar, wohl aber der bindegewebige Teil zwischen dem Ganglienpaar).

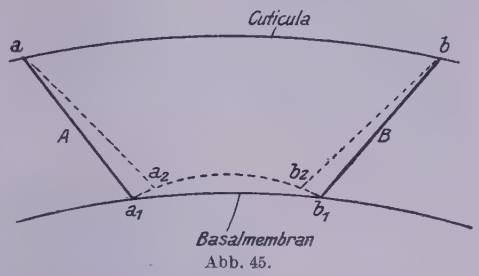

Abb. 45.

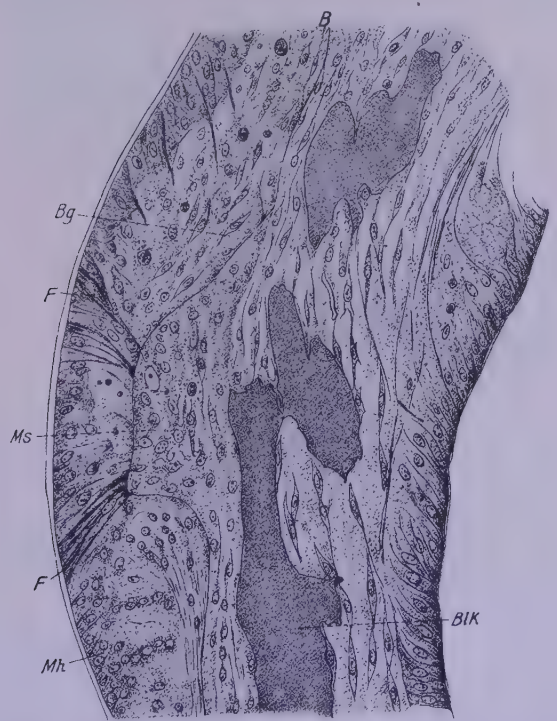

Abb. 46. Medianer Längsschnitt durch Tentakel T_1 eines 44 Stunden alten Regenerats. *B*. Basalmembran, *Blk*. Blutlacune, *F*. Faserzelle, *Mh*. Anlage des Mittelhirns, *Ms*. Anhäufung von Mesodermzellen, *Bg*. Bindegewebe zwischen den Hinterhirnganglien. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

In Abb. 47 sind die schroffen Formen des Tentakelsockels infolge von Wachstum wieder ausgeglichen. Das Blutlacunensystem (*Blk*) gewinnt an Ausdehnung. Die Mesodermzellen (*Ms*) erhalten pseudopodienartige Fortsätze, es bildet sich ein dichtes Netzwerk, die Basalmembran (*B*) wird wiederum, nunmehr stärker vorgebuchtet. Die Faserzellen (*F*) rücken schon etwas seitwärts, ihre Zahl erscheint vergrößert.

Abb. 47. Medianer Längsschnitt durch den Tentakel T_1 eines 48 Stunden alten Regenerats. Erklärung s. Abb. 46. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

Abb. 49 läßt schon deutlich die beiden Teile des fertigen Tentakels, Basalteil (*Bs*) und Geißelanlage (*G*), erkennen. Bemerkenswert ist, daß von diesem Stadium ab keine ,oder doch nur sehr wenige Zellen zu Faserzellen umgewandelt werden. Es fehlen augenscheinlich allmählich die Bedingungen, unter denen Faserbildungen zustande kommen: Die Blutlacunen, deren Ausdehnung am besten auf Querschnitten studiert werden kann (Abb. 49 *Tlk*), werden allmählich durch einwanderndes Mesoderm verdrängt. Die Mesodermanhäufungen der Tentakelbasis werden zu einem äußerst lockeren Maschenwerk. Die Abb. 48 und 49

zeigen außerdem noch die Anlage der Stummelfühler (*St*). Eine Blutlacune, wie sie bei den andern fünf Tentakeln stets auftritt, fehlt. Im übrigen ist die Anlage genau gleich der eines andern Tentakels.

Die Zellen der Geißelanlage haben zum Teil schon nervöse Fortsätze ausgebildet, Zellen des Geißelinnern zeigen Neurogliaeigenschaften. Auf diesem Stadium existiert bereits die nervöse Verbindung mit dem Mittelhirn.

Abb. 48. Medianer Längsschnitt durch Tentakel T_1 eines 72 Stunden alten Regenerats. *B.* Basalmembran, *Bs.* Basalteil des Tentakels, *F.* Faserzellen, *Blk.* Blutlacune, *G.* Geißel, *St.* Stummelfühleranlage. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Obj. 7, Oc. 1. Vergr. 273×.

Abb. 50 zeigt die endgültige Ausgestaltung des mesodermalen Sockels des Tentakels. Dieser ist durch Faserbildungen im Ectoderm verankert. Dem über dem Kopf vorragenden ectodermalen Basalteil haben sich weitere ectodermale Stützzellen zugesellt, die der sich nun bildenden Tentakelmuskulatur entgegenwirken.

Alle diese Verhältnisse sind auf etwas älterem Stadium (Abb. 51) viel besser zu erkennen. Die Abb. 51 zeigt vor allem die Muskulatur gut entwickelt. Letztere entsteht auf folgende Weise: Die Faserzellen bilden Fortsätze, die die Basalmembran durchstoßen. Diesen Fort-

sätzen legen sich Mesodermzellen an, die sich zu Muskelzellen entwickeln. Die Tentakelmuskulatur inseriert an der Geißelbasis (*Ig*) und an der Gehirnkapsel (*Ik*). Letztere ist an der Insertionsstelle recht dünn, weshalb sie allein nicht der Kontraktion der Muskulatur standhalten könnte. Deshalb muß das Auftreten von Stützzellen (*Stz*), die dem Muskelzug entgegenwirkend ihre Fasersubstanz ausbilden, als besonders zweckdienlich betrachtet werden.

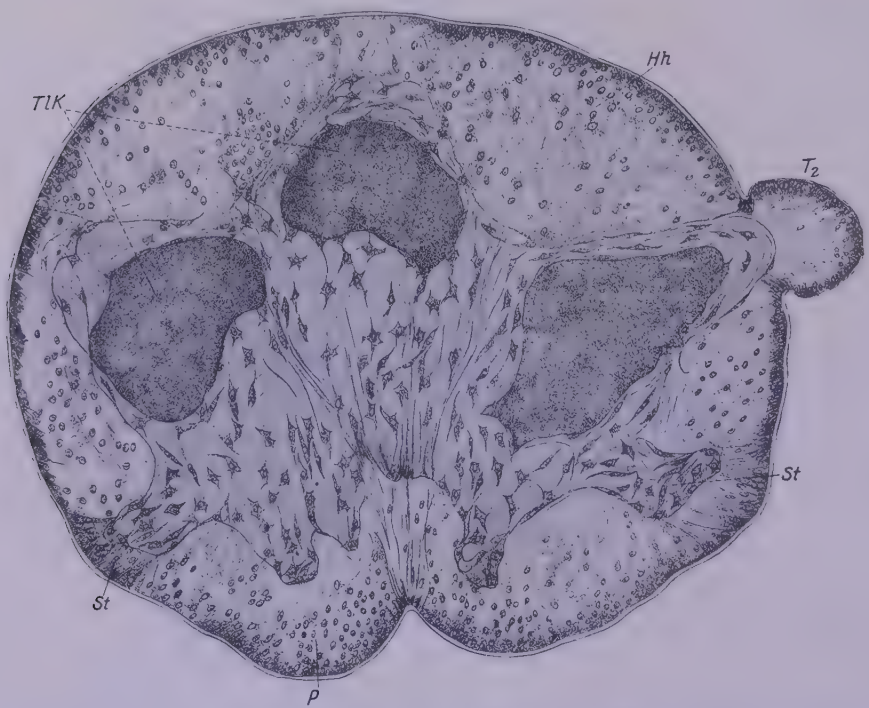

Abb. 49. Querschnitt durch ein 70 Stunden altes Regenerat. *Hh.* Anlage des Hinterhirns, *P.* Palpenanlage, T_2. Tentakelanlagen, *Tlk.* Tentakellacunen, *St.* Anlage der Stummelfühler. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Obj. 7, Oc. 1. Vergr. 205×.

Im übrigen zeigt der Tentakel ganz den Bau eines solchen von einem fertigen Tiere. Als besonderer Fortschritt gegenüber dem in Abb. 50 dargestellten Stadium kann das Auftreten einer Ringelung bezeichnet werden. Wir stellten oben schon fest, daß von einem gewissen Stadium ab keine Faserzellen mehr neu hinzukommen — die Stützfasern sind den Faserzellen der Tentakelbasis nicht gleichzustellen. Bei der Teilung von Faserzellen erhält nur eine Tochterzelle die Faser, die andere bildet meist keine neue Faser aus. So kommt es, daß die Faserzellen verhältnismäßig immer seltener werden. Sie treten darum

bei älteren Stadien um so deutlicher hervor (Abb. 52). Die Teilungsrate ist für alle Zellen, die denselben Abstand vom Tentakelsockel haben wahrscheinlich, da sie unter denselben Bedingungen stehen, gleich. Zellteilungen scheinen im proximalen Teil häufiger stattzufinden als im distalen, was man aus den allmählich kleiner werdenden Abständen der Faserzellen folgern kann. Die Differenzierung schreitet also in proximo-distaler Richtung fort. Am weitesten distal befinden sich die

Abb. 50. Medianer Schnitt durch den Kopflappen eines 86 Stunden alten Regenerats. *Bs.* Basalteil des Tentakels, *F.* Faserzellen, *G.* Geißel, *Mh.* Mittelhirn, *Stz.* Stützzellen, *Tm.* Tentakelmuskulatur. Fix.: Färb. und Vergr. wie Abb. 55. Vergr. 205×.

Faserzellen noch dicht beisammen, bis sie auch hier durch Zellteilungen auseinanderrücken. Wie die Ringelung zustande kommt, ist ohne weiteres aus der Abb. 52 zu ersehen. Die Faserzellen (*F*) stehen in engster Verbindung mit der Muskulatur (*M*). Die Muskelansätze sind aus den oben angeführten Gründen kreisförmig angeordnet. Durch Kontraktion der Muskulatur, also durch Funktion, kommt die Ringelung mit Notwendigkeit zustande.

Die Abb. 52 zeigt weiterhin Neuroglia und jene weiter oben schon erwähnten Zellen (*Zk*), die wohl die Funktion haben, den Tentakel zu

ernähren, da kein einziges Blutgefäß in demselben anzutreffen ist. Eine andre Art der Ernährung als durch jene reihenförmig angeordneten Zellen, kann also kaum angenommen werden. Auf jeden Fall geht der Stofftransport im Tentakel verhältnismäßig langsam vonstatten. Eben deshalb ist man auch in der Lage, das Zustandekommen der Ringelung von der Basis ausgehend, so gut verfolgen zu können.

Die Zellen der Tentakelgeißel zeigen schon auf sehr frühen Stadien die für die Tentakel erwachsener Tiere so charakteristische Anordnung,

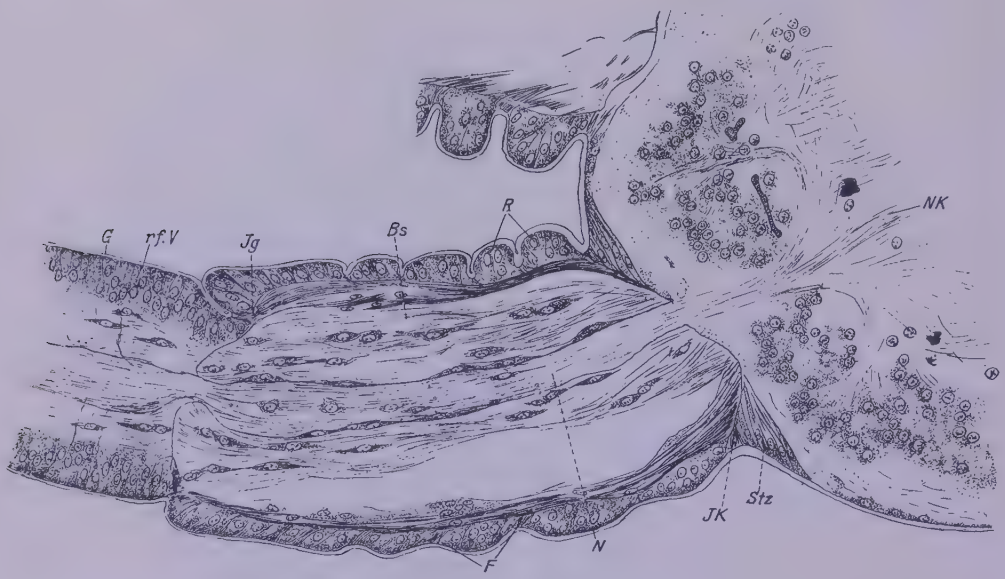

Abb. 51. Längsschnitt durch Tentakel T_3 eines älteren Regenerats (8 Tage). *Bs.* Basalteil des Tentakels, *G.* Geißel, *F.* Faserzellen, *Stz.* Stützzellen, *Ig.* Insertionsstelle der Tentakelmuskulatur an der Geißelbasis, *Ik.* Insertionsstelle an der Kopfkapsel, *N.* Tentakelnerv, *Nk.* der zur Schlundkommissur führende Faserstrang des Tentakelnervs, *rf V.* ringförmige Versteifung des Geißelepithels, *R.* Ringel. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Obj. 7, Oc. 1. Vergr. 328×.

sowohl auf Quer- als auch auf Längsschnitten. Vielleicht kann man auch diese Regelmäßigkeit der Größe und Anordnung der Zellen auf die nur langsam sich ändernden Bedingungen bezüglich des Stoffwechsels zurückführen.

Bald treten auch die ersten Differenzierungen auf: einzelne Zellen (*Sz*) erhalten ein äußerst feinkörniges Plasma, das sich stark färbt (Taf. II, Abb. 8). Der Zellkern zeichnet sich durch besondere Größe aus. Basal kommt eine feine Nervenfibrille zur Ausbildung. Dieser Zelle eng anliegend, findet sich stets eine Drüsenzelle (*Dr*). Es handelt sich um die Anlage der in Abb. 1, Taf. I dargestellten eigenartigen

Sinnesknospen. Wimpern sind auf diesem Stadium noch nicht ausgebildet, wie auch eine Öffnung der Drüsenzelle nach außen fehlt.

Taf. II, Abb. 9 zeigt das Zustandekommen einer freien Nervenendigung. Eine Ganglienzelle sendet einen Fortsatz mit Nervenfibrille (*N*) gegen die Oberfläche. Dadurch scheint eine Epithelzelle zur Drüsen-

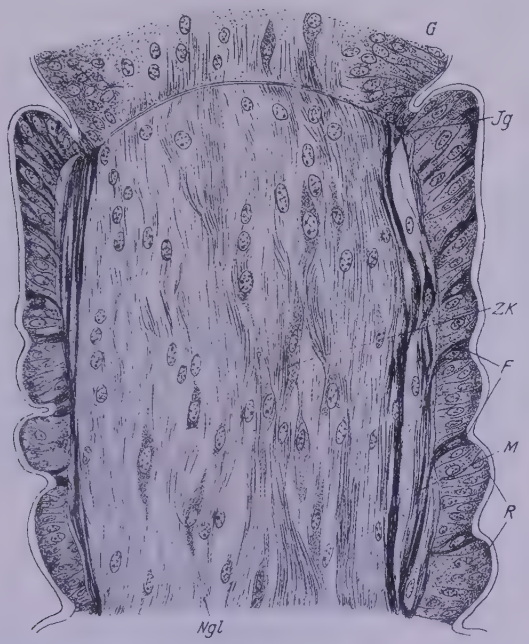

Abb. 52. Längsschnitt durch die Tentakelbasis. *F.* Faserzellen, *G.* Geißel, *Ngl.* Neuroglia, *Ig.* Insertionsstelle der Tentakelmuskulatur an der Geißelbasis, *R.* Ringel, *Zk.* Zellketten mit ernährender Funktion (?). FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446 ×.

zelle (*Dr*) determiniert zu werden. Es handelt sich um Drüsenzellen andrer Art, als die den Sinnesknospen zukommenden. Diese Drüsenzelle verschafft sich allmählich einen Ausfuhrgang durch die Cuticula. Die Nervenendigung legt sich der Drüsenzellwand an und endigt schließlich in einer kleinen Erhebung der Cuticula über der Drüsenöffnung mit einer knopfförmigen Verdickung.

2. Parapodien.

Wie die Tentakelanlage, so zeigt sich auch die Anlage der Parapodien auf Schnitten lange bevor sie äußerlich in Erscheinung tritt. An der ventrolateralen Seite jedes Segments beginnen einige Zellen sich lebhaft zu teilen. Dadurch kommt es zu einer sackförmigen Einstülpung (*Bf*) des Epithels (Abb. 53). Auf diesem Stadium beginnen sich Längs-,

Ring- und Transversalmuskulatur eben zu bilden. Durch die Einstülpung werden vor allem die von dem sich einstülpenden Zellkomplex ausgehenden bzw. an dessen Basalmembran ansitzenden Fasersysteme betroffen. Es kommt zu Wirkungen, die wir uns in ähnlicher Weise wie bei den Tentakeln erklären können. Der Fall liegt hier aber nun doch

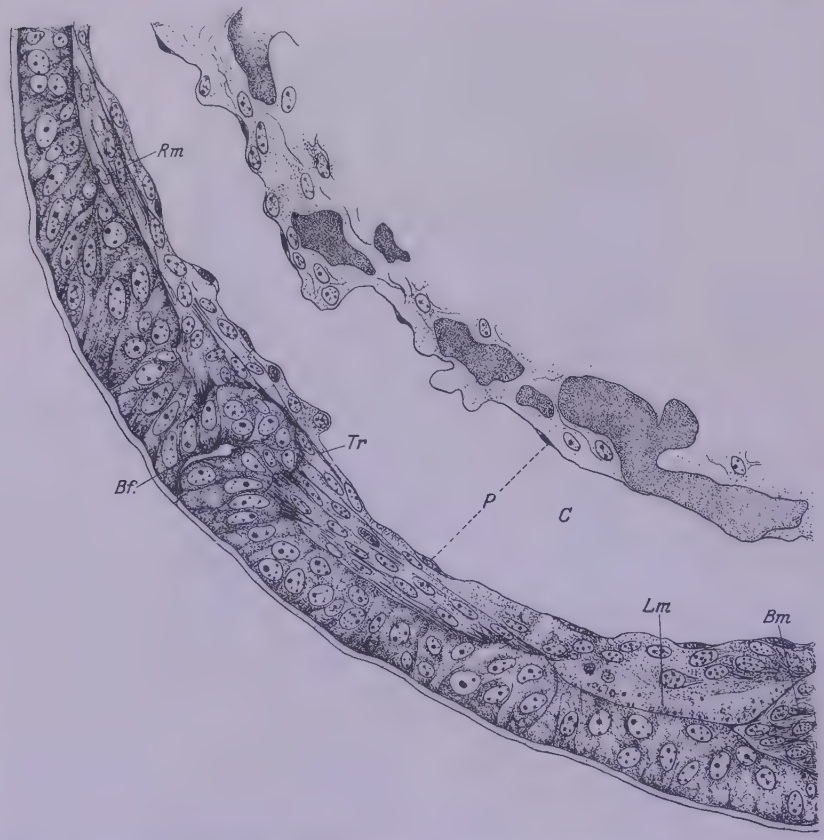

Abb. 53. Querschnitt durch die laterale Körperwand eines 50 Stunden alten Regenerats. *Bf.* Borstenfollikel, *Bm.* Bauchmark, *C.* Cölom, *P.* Peritonealepithel, *Rm.* Ringmuskulatur, *Lm.* Längsmuskulatur, *Tr.* Anlage der Transversalmuskulatur. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Oc. 3. Vergr. 960×.

etwas anders: hier verursacht der sich einstülpende Epithelzellenkomplex (*Bf*) Zugwirkungen und Faserbildungen in den darunter liegenden Schichten, während es bei den Tentakelanlagen die unter der Basalmembran liegenden Komplexe sind, welche durch Druck nach außen in bestimmten Epithelzellen Faserbildungen hervorbrachten. Die Abbildung zeigt deutlich, wie von Anfang an die Ringmuskulatur (*Rm*) in engste Beziehung zu dem sich bildenden Parapodium tritt.

Die Abbildung läßt weiterhin erkennen, daß das Cölom schon beträchtlich an Umfang zugenommen hat. Diesem kommt bei der Parapodienbildung eine ähnliche Bedeutung zu wie dem Blutsinus bei der Tentakelbildung. Daher besteht auch zeitlich eine Abhängigkeit: Parapodienbildung ist erst dann möglich, wenn die Dissepimente und das Cölom gebildet sind. Wir haben dann ein ähnliches Faktorenpaar

Abb. 54. Querschnitt durch die laterale Körperwand eines 54 Stunden alten Regenerats. Erklärung s. Abb. 53. * Ansatzstellen der Muskulatur. Vergr. 960×.

wie bei der Tentakelbildung: Druck einer Flüssigkeit und Fasersysteme, die richtunggebend wirken.

Abb. 54 zeigt deutlich die Wirkung dieses Faktorenpaares. Auf diesem Stadium ist die Parapodienanlage auch bereits äußerlich sichtbar. Klar geht aus der Abbildung hervor, daß eine Vorstülpung der Anlage nur innerhalb der Ansatzstellen der Muskulatur * möglich ist. Die sackförmige Einstülpung (*Bf*) zeigt gegenüber Abb. 53 wesentliche Veränderungen. Im innersten Teil der Einstülpung werden die Zellgrenzen undeutlich, während die umgebenden Zellen starke Fasern

ausbilden. Bald beginnen sich die inneren Zellen zu teilen, und zwar steht die Teilungsspindel stets senkrecht zur Körperoberfläche. Höchstwahrscheinlich ist diese Spindelrichtung auf Platzmangel zurückzuführen. Man vergleiche die Abb. 54 und 55 und man wird einsehen, daß eine Abgabe von Zellen nur nach einer Richtung möglich ist. So kommt eine säulenförmige Anordnung der Zellen zustande (Abb. 55). Die basalen Zellen (*B*) scheinen sich nur einmal zu teilen, sie unterscheiden sich daher in ihrer Größe beträchtlich von den Tochterzellen, die sich weiterhin teilen. Die Basalzellen werden zu Borstenbildungszellen, während die andern zu Follikelzellen (*Fo*) werden. Im Plasma der ersteren bilden sich sehr bald äußerst feine Fibrillen (*Fi*), die in gewisser Entfernung vom Kern streng parallele Anordnung zeigen. Bald erfolgt ein Herauswachsen dieser Gebilde über die Zelloberfläche. Nunmehr treten auch schon die Follikelzellen in Funktion, die um die Fibrillen der Basalzelle einen homogenen Mantel (*M*) abscheiden (Abb. 56).

In Abb. 57 ist ein wesentlich späteres Stadium der Borstenbildung dargestellt. Der Kern ist absolut und relativ (bezüglich der Follikelzellkerne) kleiner geworden. Das gesamte Plasma ist von feinen Fibrillen durchsetzt. Diese stehen direkt mit den Borstenfibrillen in Verbindung. Die Follikelzellen zeigen die Ausbildung von Fasern, welche mit in die von den Fibrillen abgeschiedenen Borstenmantel eingeschmolzen werden. Diese Fasern setzen sich aber auch nach außen fort. Es legen sich ihnen mesodermale Elemente an, welche sich zu Muskelzellen (*Mu*) differenzieren. Auf diese Weise kommt eine enge Verbindung von Borste und Muskulatur zustande.

Das in Abb. 55 dargestellte Stadium der Parapodienentwicklung läßt auch äußerlich eine Zweiteilung der Anlage erkennen. Der weitere Verlauf der Organogenese zeigt, daß der dorsale Teil zum Dorsalramus d. i. zum späteren Dorsalcirrus (*Dc*) des Parapodiums wird. Daß es sich bei diesem Gebilde nicht um einen bloßen Anhang des Parapodiums handelt, ist dadurch erwiesen, daß dieser Teil seine eigenen Borstenfollikel ausbildet. Die Borstenbildungszelle ist im Dorsalramus nur in Einzahl vorhanden. Die daraus entstehende Borste bleibt klein und dient lediglich zur Stütze des späteren Dorsalcirrus und indirekt zu dessen Bewegung. Der dorsale Teil der Parapodienanlage übertrifft den ventralen (*Z*) zunächst beträchtlich an Größe, wie das die Abb. 58 zeigt.

Die weitere Ausgestaltung des dorsalen Teils erfolgt ganz nach der Art, wie wir sie bei der Tentakelbildung vorfanden (Abb. 58). Wir beobachten dieselben Komponenten wie bei der Tentakelanlage: Blutlacune (*Blk*) und Anhäufung mesodermaler Elemente (*Ms*). Beide wirken in

derselben Art und Richtung, wohl unterstützt durch das Cölom. Wie die Tentakelanlage, zeigt auch die Anlage des Dorsalcirrus sehr deutlich Faserzellen, die ihre Entstehung ähnlichen Zugwirkungen verdanken.

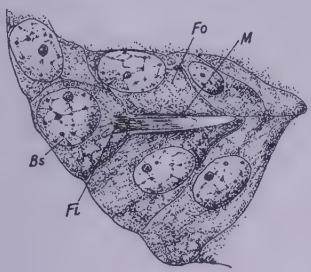

Abb. 56.

Abb. 55.

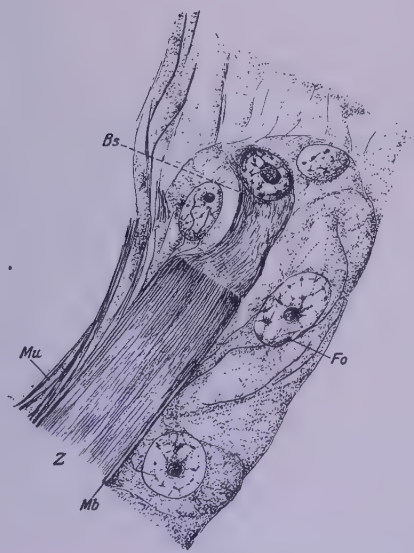

Abb. 57.

Abb. 55. Parapodienanlage. Stadium von 68 Stunden. *B.* Borstenanlagen, *Dc.* Anlage des Dorsalcirrus, *P.* Peritoneum, *Z.* Anlage der »Zunge«. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 3. Vergr. 960×.

Abb 56. Borstenanlage. *Bs.* Basalzelle, *Fi.* Fibrillen des Borstenzentralteils, *Fo.* Follikelzellen, *M.* Borstenmantel. FLEMMING, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1264×.

Abb. 57. Basaler Teil einer Borste. *Bs* Basalzelle, *Fo.* Follikelzellen mit Fasern, *Mb.* Borstenmantel, *Mu.* Muskulatur, *Z.* Zentralteil der Borste. FLEMMING, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1264×.

Auf ganz ähnliche Weise erfolgt, wie die Abb. 59 zeigt, die Anlage der »Zunge« des Ventralramus.

In Abb. 59 ist die Organogenese schon weiter vorgeschritten. Bemerkenswert ist, daß der Dorsalteil des Parapodiums den ventralen

Teil noch immer an Größe übertrifft, daß sowohl beim Dorsalcirrus (*Dc*), als auch bei der »Zunge« (*Z*) eine Differenzierung in Basalteil und Sinnesteil eintritt. Weiterhin legt sich auf ganz ähnliche Weise, wie wir weiter oben sahen, der Ventralcirrus (*Vc*) an, und endlich ist charakteristisch, daß das Parapodium zunächst horizontale Stellung zeigt. Bei der

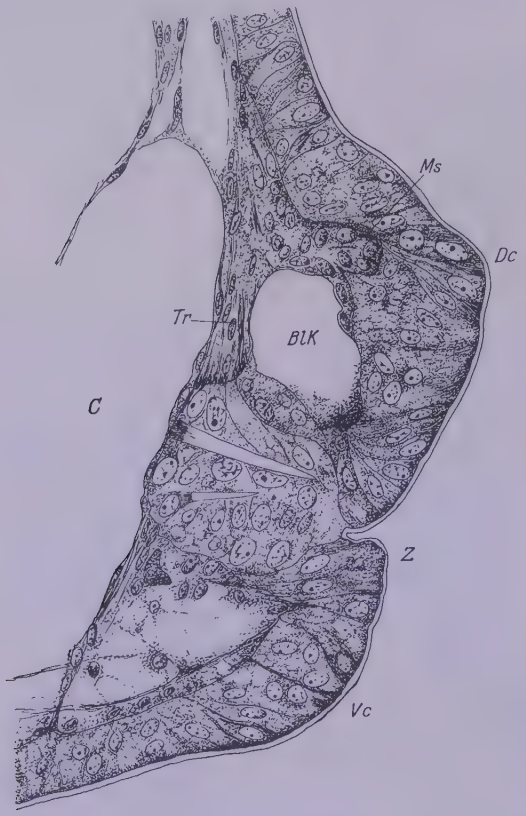

Abb. 58. Parapodienanlage eines 72 Stunden alten Regenerats. *C.* Cölom, *Dc.* Anlage des Dorsalcirrus, *Blk.* Blutlacune, *Tr.* Transversalmuskulatur, *Vc.* Anlage des Ventralcirrus. Susafixierung. Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

weiteren Ausgestaltung nimmt nun auch die Transversalmuskulatur (*Tr*) Anteil, man beachte die beiden Einschnürungen dorsal vom Dorsalcirrus.

Das in Abb. 60 dargestellte Stadium zeigt in verschiedener Hinsicht wesentliche Veränderungen. Auffällig ist, daß der Ventralast des Parapodiums nunmehr den Dorsalast an Größe übertrifft, während wir auf früheren Stadien das Umgekehrte feststellten. Bemerkenswert ist aber weiterhin die nun einsetzende Senkrechtstellung des Parapodiums. Möglicherweise spielt bei dieser Stellungsänderung die beginnende

Funktion des Parapodiums eine Rolle. Doch ist das schwierig festzustellen. Viel wahrscheinlicher erscheint mir, daß den stark heranwachsenden Borsten eine wichtige Rolle bei der weiteren Ausgestaltung des Parapodiums zukommt. Ich schließe das aus folgenden Tatsachen: Die Schrägstellung des Parapodiums beginnt erst dann, wenn die Borsten dabei sind, nach außen durchzubrechen. Diesem Durchbrechen setzen sich natürlich Widerstände entgegen. So findet eher ein Ausweichen nach innen statt, man beobachtet daher stets eine Vorbuchtung der

Abb. 59. Parapodienanlage eines 84 Stunden alten Regenerats. *Blk.* Blutlacune, *Dc.* Dorsalcirrus, *Tr.* Transversalmuskulatur, *Vc.* Ventralcirrus, *Z.* »Zunge«. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

Transversalmuskulatur. Diese Vorbuchtung erfolgt zunächst fast in horizontaler Richtung nach innen, bald aber in der Richtung schräg nach oben, wie das die Abb. 60 zeigt. Es kommt nämlich noch ein andrer Faktor in Frage: Der Thorax erfährt durch den sich entwickelnden Kiefersack und Pharynx, die, wie schon eingangs erwähnt wurde, übereinandergelagert sind, eine starke Vergrößerung des dorsoventralen Durchmessers. Dies ist natürlich nicht ohne Einfluß auf die Transversalmuskulatur. Wie die Abb. 59 zeigt, widersteht die Muskulatur zunächst diesem Zug, es kommt daher zu einer starken Einbuchtung

der Körperwand. Schließlich erleidet die Transversalmuskulatur aber doch eine Streckung, welche auch Einfluß auf die Borstenstellung hat, da — wie die Abb. 58 zeigt — die Follikelmuskulatur auf diesem Stadium in enger Beziehung zur Transversalmuskulatur steht. Es wirkt so ein Kräftepaar: in horizontaler Richtung der Druck der wachsenden

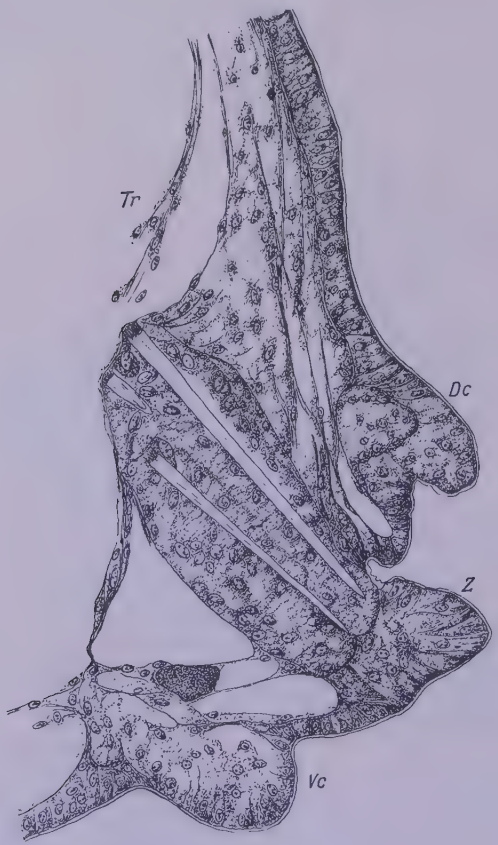

Abb. 60. Parapodienanlage eines 96 Stunden alten Regenerats. Erklärung s. Abb. 59. FLEMMING, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

Borste, in vertikaler Richtung aber der Zug der Transversalmuskulatur. Nach dem Parallelogramm der Kräfte muß die Borste Diagonalstellung einnehmen (Abb. 60). Damit ist ein Stadium erreicht, wie es in Abb. 60 dargestellt ist, wo die Borsten noch nicht nach außen durchgebrochen sind, ein weiteres Ausweichen nach innen unmöglich ist, da die Transversalmuskulatur einem solchen Ausweichen Widerstand entgegensetzen würde.

Die Borsten vergrößern sich aber weiterhin, ohne daß ein Durchbruch nach außen erfolgt. Dies wird nur durch gleichzeitiges Wachstum des zwischen Dorsal- und Ventralcirrus gelegenen Teils der Parapodienanlage ermöglicht. Man muß sich wohl vorstellen, daß dabei die sich

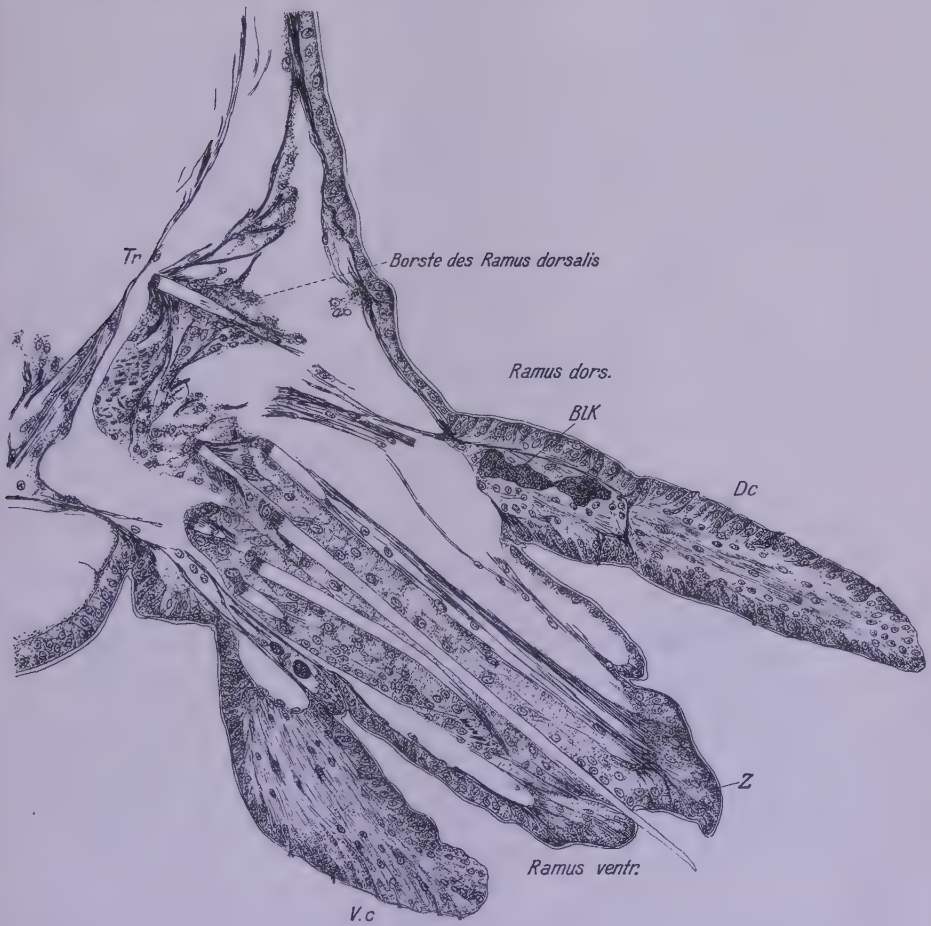

Abb. 61. Schnitt durch das Parapodium eines 6 Tage alten Regenerats. Erklärung s. Abb. 59. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Obj. 7, Oc. 1. Vergr. 205×.

vergrößernden Borsten einen Wachstumsreiz ausüben. Schließlich aber sind Zellteilungen immer seltener zu beobachten. Eine Verlängerung des Parapodiums kann den sehr rasch wachsenden Borsten nicht Schritt halten. Diese brechen nach außen durch (Abb. 61).

Was die Bildung der andern Borstenarten betrifft, hatte ich leider nur Gelegenheit, die Anlage einer »halb zusammengesetzten« Borste

(Abb. 3) zu beobachten. Auf frühem Stadium (Abb. 62) zeigt eine solche Anlage zwei Centren in der sehr langgestreckten Basalzelle. Von beiden aus erfolgt die Abscheidung fibrillenartiger Fasern. Bald aber vereinigen sich beide Fasermassen und es erfolgt durch die Follikelzellen die Abscheidung eines gemeinsamen Mantels.

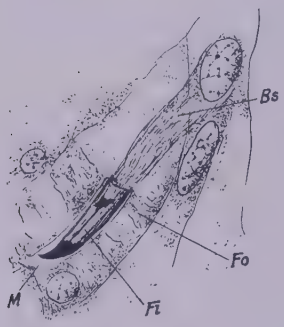

Abb. 62. Anlage einer zusammengesetzten Borste. *Bs.* Basalzelle, *Fi.* Fibrillen des Borstenzentralteils, *Fo.* Follikelzellen, *M.* Borstenmantel. FLEMMING, Eisenhämatoxylin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 5. Vergr. 1264×.

Bezüglich der Borstenbildung bei der Regeneration bestehen bis jetzt nur wenige und sehr allgemein gehaltenen Bemerkungen. Die Bildung bei der Entwicklung wurde von SPENGEL, EISIG, VEJDOVSKY studiert. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß die Bildung der Borste von einer Zelle des Borstenfollikels ausgeht und daß das Wachstum lediglich von der Basis aus erfolgt. GÜNTHER betrachtet die Follikelzellen als Nährzellen für die Basalzelle.

3. Kiemen.

Die Bildung der Kiemen steht in engem Zusammenhang mit der des Dorsalcirrus. Die Kiemenanlage erscheint zunächst als kleiner Höcker mit Blutlacune am Dorsalcirrus. Diese Anlage nimmt aber rasch an Größe zu, so daß der Dorsalcirrus bald nur noch als Anhang der Kieme erscheint. Die Blutlacune entwickelt sich allmählich zu einer Gefäßschlinge, welche mit dem Gefäßnetz des Parapodiums in Verbindung steht. Sehr bald tritt die Gefäßschlinge auch mit dem Dorsalgefäß in Verbindung. Die beiden Schenkel der Gefäßschlinge werden an bestimmten Stellen durch Capillaren verknüpft. Diese Verbindungscapillaren zeigen lacunenartige Erweiterungen, wie das ein Querschnitt durch eine Kiemenanlage zeigt (Abb. 63). Das Epithel, das sich in der Nähe der Lacunen befindet, zeigt die für die Tentakel- und Cirrenanlagen charakteristische Anordnung der Zellen (*F*). Außerdem bilden sich in ganz entsprechender Weise, wie bei den genannten Anlagen,

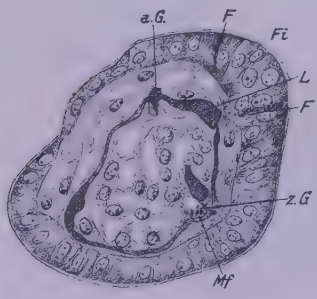

Abb. 63. Querschnitt durch eine Kiemenanlage. *Fi.* Anlage eines Kiemenfilaments, *F.* Faserzellen, *z G.* Zuführender Teil der Gefäßschlinge des Kiemenschafts, *a G.* Abführender Teil der Gefäßschlinge des Kiemenschafts, *L.* Lacune, *Mf.* Muskelfibrillen. Susafixierung, Eisenhämatoxylin. Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

Faserstrukturen. Bald erleidet die Basalmembran eine Vorbuchtung. Der zwischen den Faserzellen (vgl. die Abb. 63) liegende Epithelteil bildet ein Kiemenfilament (*Fi*), in welches sich die Lacune hineinerstreckt und sich bald in eine Capillarschlinge umwandelt. Der zuführende Teil dieser Capillarschlinge steht mit dem einen Kiemengefäß, der abführende Teil mit dem andern Kiemengefäß in Verbindung. Eine Unterscheidung von zuführendem (*zG*) und abführendem (*aG*) Kiemengefäß ist schon auf diesem Stadium möglich, da in Umgebung des zuleitenden Gefäßes Muskelfibrillen (*Mf*) auftreten, welche dem ableitenden nicht zukommen. Das erste zur Ausbildung gelangte Kiemenfilament unterscheidet sich wesentlich in seiner Größe von den nach ihm gebildeten (Abb. 64).

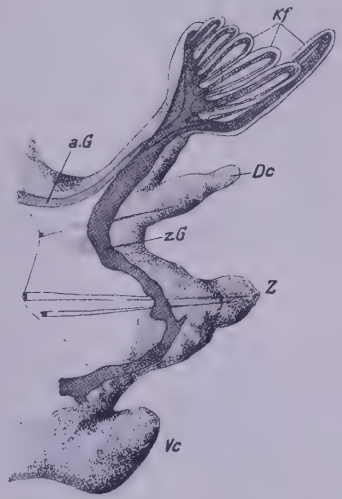

Abb. 64. Kiemenanlage. Nach Totalpräparat. *Dc.* Dorsalcirrus, *Kf.* Kiemenfilamente, *zG.* zuführendes Gefäß, *aG.* abführendes Gefäß, *Vc.* Ventralcirrus, *Z.* »Zunge«. LEITZ, Obj. 3, Oc. 5. Vergr. 124×.

4. Kieferapparat.

Der Kiefersack bildet sich in einer ventralen Ausstülpung des vordersten Darmteils. Hier kommt es sehr früh zur Faltenbildung, und zwar entstehen zunächst zwei laterale Längsfalten, welche anscheinend zunächst bloß durch rege Zellteilung verursacht werden. Zur weiteren Ausgestaltung dieser Falten tragen wesentlich die an der Basalmembran ansitzenden Muskeln bei, wie die Abb. 65 zeigt. Zur Vergrößerung der Muskelansatzfläche wird am ventralen Teil der Falte eine Lamelle (*L*) geschaffen, die bei weiterem Wachstum immer mehr an Wachstum zunimmt.

Während der weiteren Entwicklung werden sodann durch eigenartige Abschnürungsprozesse die Kauwerkzeuge geschaffen. In Abb. 65 ist bereits die Abschnürung der »Zungen« (*Z*) erfolgt. Links erfolgt eben die Abschnürung der unpaaren »Sägeplatte« (*S*). Der ganze Abschnürungsprozeß erfolgt subcuticulär, so ist zu verstehen, daß die abgeschnürten Teile zunächst alle von einer gemeinsamen Cuticula umgeben sind. Diese Teile werden durch einen interessanten Häutungsprozeß frei. Abb. 66 zeigt die zum Teil abgelöste Cuticula (*C*). Die Häutung ist nicht vollkommen, d. h. sie erstreckt sich nicht über den

ganzen Kiefersack, sondern es findet nur eine partiale Häutung statt. In ganz ähnlicher Weise beobachtete ich bei erwachsenen Tieren eine gelegentliche Abstoßung der obersten Cuticularbildungen der »Zangen«, »Zähne« und der »Sägeplatte«. Wir haben es also hier mit einer Art Zahnwechsel zu tun. Dieser vollzieht sich nicht, wie das Ehlers (1868) und Heider (1924) bei *Eunice* annehmen, in der Weise, daß der ganze Apparat ziemlich gleichmäßig als Exuvie abgeworfen wird, sondern es werden bei *Diopatra* nur Teile der Kauwerkzeuge schichtweise abgeworfen, während bei den die Kauwerkzeuge verbindenden »Häuten« nie ein Abwerfen der Cuticula zu beobachten ist.

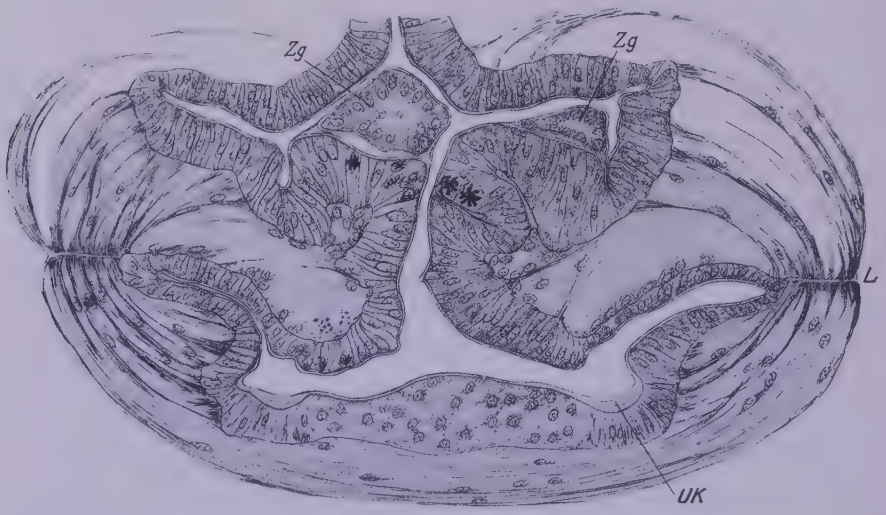

Abb. 65. Kiefersack quer. *L.* Lamelle zu Muskelansatz, *Uk.* Unterkiefer, *Zg.* Zangenanlage. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446×.

In ganz andrer Weise als die Bildung des Oberkieferapparats erfolgt die des Unterkiefers. Eulenstein schreibt zwar auch dem Unterkiefer lamellären Bau zu. Meine Untersuchungen haben dagegen gezeigt, daß der lamelläre Bau nur scheinbar existiert, daß der Unterkiefer vielmehr aus sechsseitigen Prismen aufgebaut ist, die von den Matrixzellen gebildet werden. Die Taf. II, Abb. 10 zeigt einen Querschnitt durch den Unterkiefer. Die Prismen zeigen eine sehr regelmäßige Anordnung, wodurch lamellärer Bau vorgetäuscht wird.

Ein Wachstum des Kiefersacks wie auch des Pharynx und des Oesophagus erfolgt von einem Stadium, auf dem sämtliche Mundwerkzeuge angelegt sind, aber nicht mehr durch zerstreut auftretende Mitosen,

sondern ein solches geht von kryptenartigen Einsenkungen des Epithels aus, deren Zellen sehr lange embryonalen Charakter bewahren.

Die Kiefer zeigen ein ausgesprochenes randliches Wachstum. Dieses erfolgt dadurch, daß in den randlichen Partien immer neue Zellen hinzukommen, die eine chitinöse Substanz auszuscheiden vermögen. Die Kiefer zeigen daher in den mittleren Partien die größte

Abb. 66. Kiefersack quer. *C.* sich ablösende Cuticula, *S.* Sägeplatte, *Zn.* Zähne, *Zg.* Zangen, *Uk.* Unterkiefer. Susafixierung, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. LEITZ, Immersion 1/12, Oc. 1. Vergr. 446 ×.

Dicke, da die dort sich befindenden Matrixzellen das größte Alter aufweisen, während die chitinösen Bildungen der neu sich an der Kieferbildung beteiligenden Zellen zunächst natürlich verhältnismäßig dünn sind. Gelegentlich lösen sich die ältesten, oberflächlichsten Schichten des Oberkieferapparates ab durch partiale Häutung. Bei den Unterkiefern dagegen ist nie eine solche Ablösung zu beobachten. Durch den Aufbau aus Prismen erlangen diese eine außerordentliche Stabilität. Die äußerste cuticulare Umhüllung trägt bei älteren Tieren schmelzartigen Charakter. Das Wachstum der Unterkiefer erfolgt gleichfalls

randlich, doch handelt es sich fast nur um ein Dickenwachstum, da sie gleich breit genug angelegt werden (Abb. 65).

Die vorliegenden Untersuchungen gaben des öfteren Gelegenheit, regenerative Vorgänge auf rein mechanische Weise zu erklären. Besonders waren morphogenetische und organogenetische Prozesse einer solchen Erklärungsweise zugänglich. Wir stellten beim Zustandekommen der Tentakel, der Parapodien und der Kiemen zwei Komponentengruppen fest: 1. Druck einer Flüssigkeit (Blut- oder Cölomflüssigkeit), verbunden mit Druck von Zellanhäufungen, und 2. Faserbildungen, welche der ersten Komponentengruppe ihre Entstehung verdanken und vom ersten Moment ihrer Entstehung an richtunggebend auf den durch Blut, Cölomflüssigkeit und Zellanhäufungen ausgeübten Druck wirken. Es kommt so zu einer festumgrenzten Vorstülpung der Körperwand. Es ist auffällig, in welch hohem Maße so verschiedenartige Organe bezüglich ihrer ersten Anlage übereinstimmen.

Größere Schwierigkeit bereitete es, die weitere Ausgestaltung der Organanlagen auf mechanische Weise zu erklären. Immerhin gelang es, auch diese Vorgänge wenigstens zum Teil verständlich zu machen: so konnte die Ringelung der Tentakelbasis auf die einseitige Verteilungsweise der Faser bei den Zellteilungen und auf gleiche Teilungsraten der Zellen mit gleichem Abstand von der Tentakelbasis zurückgeführt werden, bei der Ausgestaltung der Parapodien konnte wenigstens wahrscheinlich gemacht werden, daß bei den wachsenden Borsten und der Transversalmuskulatur eine wichtige Rolle zukommt. Auch in andern Fällen konnte ein Zusammenspiel von Einzelfaktoren beobachtet werden. Wo das nicht der Fall ist, hat man wenigstens Grund, anzunehmen, daß das organische Geschehen nicht durch andre Gesetze bestimmt wird als das anorganische.

Die größten Schwierigkeiten aber setzten sich einer mechanischen Erklärung der ersten Differenzierungsprozesse entgegen. Es gelang zwar, das Zustandekommen der Segmentierung auf mechanische Weise zu erklären, es gelang weiterhin, zu zeigen, daß die Parapodienbildung zeitlich und kausal von der Segmentierung des Körpers abhängig ist, dagegen ist es schwierig zu verstehen, warum die Parapodienanlagen gerade an ganz bestimmten Stellen des Regenerats auftreten. Auf bequemste Weise könnte diese Frage beantwortet werden, indem man sagte, daß das durch die Vererbung bedingt sei. Künftige kausalanalytische Forschung darf auch vor dem Komplex »Vererbung« nicht haltmachen. Mechanische Betrachtungsweise regenerativer Vorgänge

schließt keineswegs die Anerkennung der Erblichkeit aus: Mechanik der Regeneration und Erblichkeit sind nur Tatsachen verschiedener Ordnung. Was ist schließlich Vererbung im regenerativen Geschehen? — Eine gesetzmäßige Folge histo- und organogenetischer Vorgänge, welche zu den für jede Tierart charakteristischen Geweben und Organen führen. Diese Vorgänge sind, wie diese Untersuchungen zeigen und wie kausalanalytische Experimente zeigen werden, einer mechanischen Betrachtungsweise zugänglich. Die gesetzmäßige Regelmäßigkeit, die bei allen histo- und organogenetischen Vorgängen zu beobachten ist, setzt eine ähnliche Gesetzmäßigkeit der feineren chemisch-physikalischen Vorgänge notwendig voraus. Als Erblichkeit ist daher letzten Endes die charakteristische chemisch-physikalische Reaktionsweise des für jede Art specifischen Protoplasmas zu definieren. Eine Analyse dieser feineren Vorgänge stößt zunächst allerdings auf Schwierigkeiten, die aber nicht unüberwindlich sein dürften.

Zusammenfassung.

1. Eine Regeneration in der denkbar kurzen Zeit von 5—7 Tagen wird ermöglicht
   a) durch das Vorhandensein von Regenerationszellen,
   b) durch die von Anfang an gerichtete Anordnung der einwandernden Regenerationszellen,
   c) durch Gewebslücken, in denen die Regenerationszellen rasch wandern können,
   d) durch Tropentemperatur,
   e) durch im Wasser gelöste Salze, die katalytisch wirken könnten.

2. Die Zahl der regenerierten Segmente ist gleich der Zahl der amputierten.

3. Die Differenzierung erfolgt von vorn nach hinten.

4. Die Abdichtung der Gefäße erfolgt durch Kontraktion der Gefäßmuskulatur, Klappenumkehr und Blutgerinnung.

5. Der Verwachsungsrand von Körper- und Darmepithel stellt die definitive Mundöffnung dar.

6. Nie erfolgt Einwanderung von Ectodermzellen zur Bildung des Mesoderms und seiner Derivate (Muskulatur, Blutgefäßsystem, Cölomwandung, Nephridien).

7. Ein Auswachsen des alten Bauchmarks erfolgt in dem Hohlraumsystem zwischen Ectodermzellen und Basalmembran. Die Bildung von Nervenzellen erfolgt zunächst gleichmäßig beiderseits der Medianen des ventralen Körperteils.

Die Ausgestaltung der Ganglien erfolgt durch die Dissepimente, die Konzentration der Ganglienzellbildung auf zwei eng umgrenzte Stellen jedes Segments und durch mesodermale Elemente.

Vorder- und Hinterhirn entstehen durch Einwanderung von Ectodermzellen, Mittelhirn und Ösophagealganglien als Verdickungen des Ectoderms unabhängig vom Bauchmark.

Untersucht wurde die Entstehung von Sinneszellen und freien Nervenendigungen.

8. Die alte Muskulatur beteiligt sich bei der Bildung der neuen, doch geht letztere hauptsächlich aus Regenerationszellen hervor.

Die rinnenförmige Anordnung zeigenden Fibrillen der Längsmuskulatur entstehen stets ventral vom Kern der Muskelzelle. Die Ringmuskulatur entsteht in der Nähe der Basalmembran aus mesodermalen Elementen.

9. Die Blutgefäße gehen aus einem Lacunensystem hervor.

Die Gefäßwandung besteht aus folgenden Schichten: a) Intima, b) Muscularis, c) Adventitia.

Intima und Muscularis gehen aus demselben Zellverband hervor. Ein Endothel fehlt.

Aus der Adventitia ins Gefäßlumen einwandernde Zellen wurden beobachtet, welche teils zu Blutzellen, teils zu Klappenzellen werden.

10. Die Segmentierung des Cöloms wird durch einseitige Verteilung der Faserbildungen der Ectodermzellen bei Zellteilungen verursacht.

11. Die Anlagen der Tentakel, der Parapodien und der Kiemen entstehen als Vorwölbungen des Körperepithels durch Druck des Blutes, der Cölomflüssigkeit und mesodermaler Zellanhäufungen.

12. Bei der Ausgestaltung der Organanlagen spielen Faserbildungen und deren einseitige Verteilung bei Mitosen eine wichtige Rolle.

13. Die Parapodien des Thorax werden biram angelegt. Der Dorsalteil übertrifft den Ventralteil zunächst an Größe. Sie zeigen zunächst horizontale Stellung. Die Vertikalstellung erfolgt durch die rasch wachsenden Borsten, beträchtliche Vergrößerung des dorsoventralen Durchmessers des Regenerats durch die sich bildenden Differenzierungen des Vorderdarms (Pharynx und Kiefersack) und durch Funktion.

14. Die Unterlippe entsteht als postoraler Wulst am Kopfsegment und rückt allmählich auf das erste Thoracalsegment.

15. Die Borsten bestehen aus fibrillärem Centralcylinder, der von der Basalzelle aus gebildet wird und homogenem Mantel, der von den Follikelzellen ausgeschieden wird.

16. Der Kiefersack entsteht als ventrale Ausstülpung des Vorderdarms. Durch Faltenbildung und Abschnürungen entstehen die Teile des Oberkieferapparats, die zunächst von gemeinsamer Hülle umgeben sind und durch partiale Häutung frei werden.

Der Unterkiefer besteht aus Prismen.

Das Wachstum erfolgt randlich.

Zitierte Literatur.

Abel, M., 1902: Beiträge zur Kenntnis der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochäten. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 73.

Allen, E. I., 1927: Regeneration and reproduction of the Syllid. Procerastea. Phil. Trans. R. S. Vol. 211 B.

Audouin et M. Edwards, 1833: Classification des Annelides. Ann. des siences nat. zool. Tome 28. Paris 1833.

Berill, N. I., 1928: Regeneration in the polychaet Chaetopterus variopectatus. Journ. of the Marine Biol. Ass. N. S. Vol. 15.

Bergh, R. S., 1900: Beiträge zur Histologie. II. Über den Bau der Gefäße bei den Anneliden. Anat. Hefte 14 u. 15.

Bülow, C., 1882: Über Teilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus). Arch. f. Naturgesch. 49. Jahrg.

— 1883: Die Keimschichten im wachsenden Schwanzende von Lumbriculus variegatus. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 39.

Dyrssen, A., 1912: Zur Kenntnis des feinern Baus des Hämocöls bei einigen Anneliden. Jen. Ztschr. f. Naturw. Bd. 48.

Eberth, C. I., 1866: Über den Bau und die Entwicklung der Blutkapillaren. Würzburger Naturw. Ztschr. Bd. 6.

Ehlers, E., Die Borstenwürmer. Leipzig 1864—1868.

— Die Neubildung des Kopfes und des vorderen Körperteiles bei Polychäten, Anneliden. Erlangen 1869.

— 1875: Beiträge zur Verticalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 25.

— 1920: Polychäten von Java und Amboina. Abh. d. Kgl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen Math.-phys. Klasse. Neue Folge. Bd. 10, Nr. 7.

Eisig, H., 1887: Capitelliden. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Bd. 16.

Eulenstein, F., 1914: Über Onuphiden der Nordsee. Wiss. Meeresuntersuchungen. Neue Folge. Bd. 16. Abt. Kiel.

Fauvel, P., 1897: Recherches sur les Ampharétiens. Bull. sc. de la France et de la Belgique. Tome 30.

Federighi, H., 1928: The Blood Vessels of Annelids. Journ. of Exp. Zoölogy. Vol. 50.

Fuchs, C., 1907: Die Topographie des Blutgefäßsystems der Chaetopoden. Jen. Ztschr. f. Naturw. Bd. 42.

Gravier, C., 1909: Contributions à l'étude de la régénération de la partie anterieure du corps chez les annelides polychètes. Ann. des sc. nat. zool. Tome 9.

Grube, K., 1878: Über die Familie Eunicea. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Breslau 1878.

Gungl, O., 1904: Anatomie und Histologie der Lumbricidenblutgefäße. Arb. d. Zool. Inst. Wien. Tom. 15.

Günther, K., 1912: Beiträge zur Systematik der Gattung Flabelligera und Studien über den Bau von Flabelligera diplochaitus Otto. Jen. Ztschr. f. Naturw. Bd. 48.

Harms, I. W., 1910: Über funktionelle Anpassung bei Regenerationsvorgängen. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. 132.

— 1928: Realisation von Genen und die konsekutive Adaption. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 133.

Heider, K., 1922: Über Zahnwechsel bei polychäten Anneliden. Sitzber. d. Berl. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Kl. 1922.

— 1925: Über Eunice. System, Kiefersack, Nervensystem. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 128.

Hepke, 1897: Über histo- und organogenetische Vorgänge bei den Regenerationsprozessen der Naiden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.

Holmgren, N., 1904: Bemerkungen zur Schepotieffschen Abhandlung. Anat. Anz. Bd. 24.

Jourdan, E., 1887: Histologie du genre Eunice. Ann. d. sc. nat. zool. Sér. 7. Vol. 2.

Iwanoff, P., 1903: Die Regeneration von Rumpf- und Kopfsegmenten bei Lumbriculus variegatus. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 75.

— 1907: Die Regeneration der Segmente bei den Polychäten. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 85.

— 1908: Die Regeneration des vorderen und des hinteren Körperendes bei Spirographis spallanzanii. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 86.

— 1928: Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. Ztschr. f. Morph. und Ökol. der Tiere, Abt. A. Bd. 10.

Kleinenberg, 1886: Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 44.

Korschelt, E., 1927: Regeneration und Transplantation. I. Regeneration. Berlin 1927.

Koltzoff, N. K., 1903: Über formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Zentralbl. Bd. 23.

— 1912: Zur Frage der Zellgestalt. Anat. Anz. Bd. 41.

Krecker, F. H., 1910: Regeneration in Limnodrilus and related forms. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 95.

Lankester, R., 1865: Anatomy of the earthworm. Pt. 3 Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 5.

Leydig, F., 1857: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857.

Michel, A., 1896: Sur le bourgeon de régénération caudale chez les annelides. Labor. d'Evolution Sorbonne. Paris 1896.

— 1898: Recherches sur la régénération chez les annelides. Lille 1898.

— 1922: Régénération chez Polygordius neapolitanus. C. r. Akad. Sc. Paris. Tome 175.

Nusbaum, J., 1901: Vergleichende Regenerationsstudien I. Poln. Arch. biol. med. Wiss. Bd. 1.

— 1905: Über die Regeneration der Polychäten Amphiglene und Nerine. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 79.

— 1908: Weitere Regenerationsstudien. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 89.

— 1908: Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem bei Nereis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 25.

Perrier, E., 1874: Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. de zool. exp. et gen. Tome 3.

Power, d'A., 1878: One the endothelium of the body cavity and blood vessels of the common earthworm as demonstrated by silver staining. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 18.

Quatrefages, A., 1850: Sur la circulation des annélides. Ann. des sc. nat. zool. 3. Sér. Tome 14.

— 1850: Histoire des Annélés I. Ann. des sc. nat. zool. Sér. 3. Tome 13.

Racovitza, E. G., 1896: Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes. Arch. d. Zool. exp. et gén. Ser. 3. Tome 4.

Rakowsky und J. Nusbaum, 1897: Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sogenannten Herzkörpers bei den Enchytraeiden. Biol. Zentralbl. Bd. 17.

Randolph, H., 1892: The regeneration of the tail in Lumbriculus. Journ. of Morphol. Vol. 7.

Retzius, G., 1894: Zur Kenntnis der Gehirnganglien und des sens. Nervensystems der Polychäten. Biol. Unters. Neue Folge. Bd. 7. Stockholm.

Rohde, E., 1885: Die Muskulatur der Chaetopoden. Zool. Beitr. Bd. 1.

Schmiedeberg, O., 1881: Über die chemische Zusammensetzung der Wohnröhre von Onuphis tubicola Müller. Mitt. d. Zool. Stat. in Neapel. Bd. 3.

Schepotieff, A., 1903: Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chaetopoden und Brachiopoden. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 74.

Schlieper, C., 1926: Stylaroides plumosus. Ztschr. f. Morphol. u. Ökol. d. Tiere. Bd. 7.

Schneider, K. C., 1902: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.

Schultz, E., 1896: Über die Regeneration der hinteren Körperhälfte bei Polychäten. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 62.

— 1899: Aus dem Gebiet der Regeneration. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 66.

— 1904: Über Regenerationsweisen. Biol. Zentralbl. Bd. 24.

Steinmann, P., 1910: Der Einfluß des Ganzen auf die Regeneration der Teile. Festschr. f. R. Hertwig. Bd. 3.

Storch, O., 1912: Zur vergleichenden Anatomie der Polychäten. Verhandl. d. Zool.-Bot. Ges. Wien 1912. Bd. 122, Abt. I, 2. 2. Halbband.

Tirala, L. G., 1913: Regeneration und Transplantation bei Criodrilus. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 35.

Vejdowsky, F., 1905: Zur Hämocöltheorie. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 82.

Vogt und Young, 1888: Traité d'Anatomie comparée pratique. Paris 1888.

Wagner, F. v., 1873: Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biol. Zentralbl. Bd. 13.

— 1900 und 1906: Beiträge zur Kenntnis der Reparationsprozesse bei Lumbriculus variegatus. I. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. 13. II. Zool. Jahrb. Anat. Abt. Bd. 22.

Wawrzik, E., 1892: Über das Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. Zool. Beitr. Bd. 3.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

Fig. 1. Sinnesknospe des Tentakels T_1, *C* Cuticula, *Dr* Drüsenzelle, *nF* nervöser Fortsatz der Sinneszelle, *rf* V_1 und *rf* V_2 ringförmige Versteifungen der Epithelzellen, *S* Sinneszelle, *Stf* Stützfasern, *Stz* Stützzellen, *Zgr* Zellgrenzen der Epithelzellen, *Zk* Zellkerne der Epithelzellen. — Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 5, Vergr. 1264.

Fig. 2. Auswachsen des Bauchmarks. 46 St. altes Regenerat. *Bm* Basalmembran, *C* Cuticula, *Gl* Ganglion, *St* Stützzellen mit Fasern. * Grenze von Regenerat und Regenerant. — Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 1, Vergr. 520.

Fig. 3. Anlage des Nervensystems. *Bm* Basalmembran, *F* Fasermasse, *N* Nervenzellen, *St* Stützzellen. — Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 1, Vergr. 520.

Fig. 4. Sinneszellen der »aire sensitive«. *C* Cuticula, *Ep* Epidermis, *F* Fasermasse, *S* Schaltzellen, *Sz* Sinneszellen. — Flemming, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 3, Vergr. 1152.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein 42 St. altes Regenerat. Auffaserung zeigende Muskelfasern des alten Tieres. *C* Cuticula, *Ep* Epidermis, *Mf* Muskelfasern, *Rg* Regenerationszellen. — Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 3, Vergr. 1152.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Längsmuskelanlage. *Ba* Basalmembran, *Bm* Bauchmark, *C* Cuticula, *EpM* Epitheliale Muskelzellen, ventrale Insertionsstelle des Transversalmuskels, *Mf* Muskelfibrillen, *Mu* Muskelzellen, *Pe* Peritoneum, *Pgl* Parapodialganglienanlage. — Flemming, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 5, Vergr. 1264.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Längsmuskelbündel eines älteren Regenerats. *F* Muskelfibrillen, *H* Hohlraumsystem, *Bm* Bindegewebige Membran, *Mz* Muskelzelle. — Susa, Eisenhämatoxylin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 10.

Fig. 8. Anlage einer Sinnesknospe der Tentakelgeißel. *C* Cuticula, *Dr* Drüsenzelle, *H* Hauptschicht der Cuticula, *O* deren Oberhäutchen, *Sz* Sinneszelle. — Flemming, Eisenhämatoxylin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 5, Vergr. 1580.

Fig. 9. Bildung einer freien Nervenendigung. *C* Cuticula, *Dr* Drüsenzelle, *N* Nervenfaser. — Flemming, Eisenhämatoxylin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 5, Verger. 1580.

Fig. 10. Unterkiefer quer. *C* Cuticuläre Umkleidung, *M* Matrix, *Pr* Prismen. — Susa, Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Leitz, Immersion $^1/_{12}$, Ok. 1, Vergr. 536.

Lebenslauf.

Ich, Otto Pflugfelder, evangelischer Konfession, bin geboren als Sohn des Christian Pflugfelder, Gutsbesitzers in Rappoltshofen, am 15. Februar 1904, besuchte die Volksschule in Oberfischach und dann das Lehrerseminar in Backnang, wo ich Sommer 1924 die erste Dienstprüfung fürs Volksschulamt ablegte. Frühjahr 1925 bestand ich die Ergänzungsreifeprüfung an der Oberrealschule in Hall, um mich dem Studium der Naturwissenschaften, speziell dem der Zoologie zu widmen. Ich bin seit Sommersemester 1925 an der hiesigen Universität immatrikuliert.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren Harms, Hennig Lehmann, Meisenheimer, Stolte, Thierfelder.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

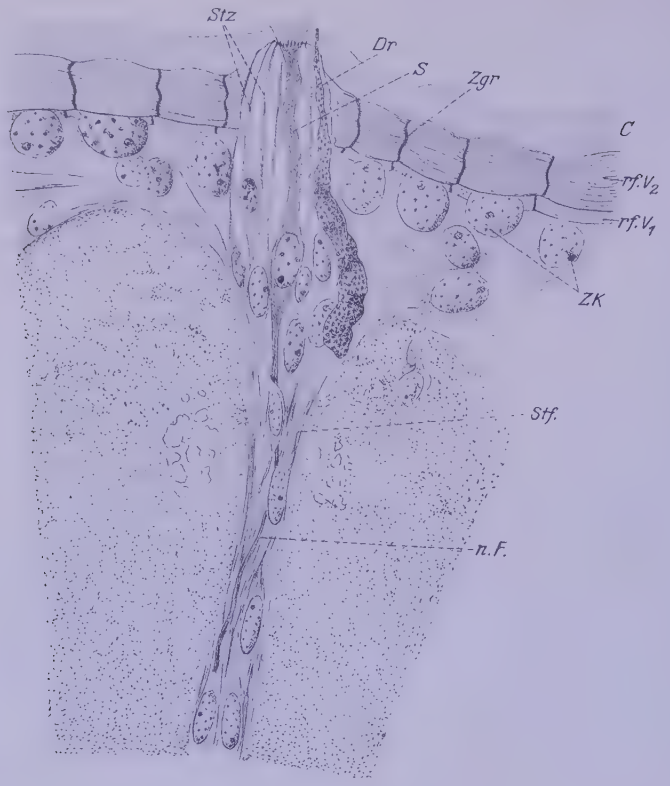

Abb. 1.

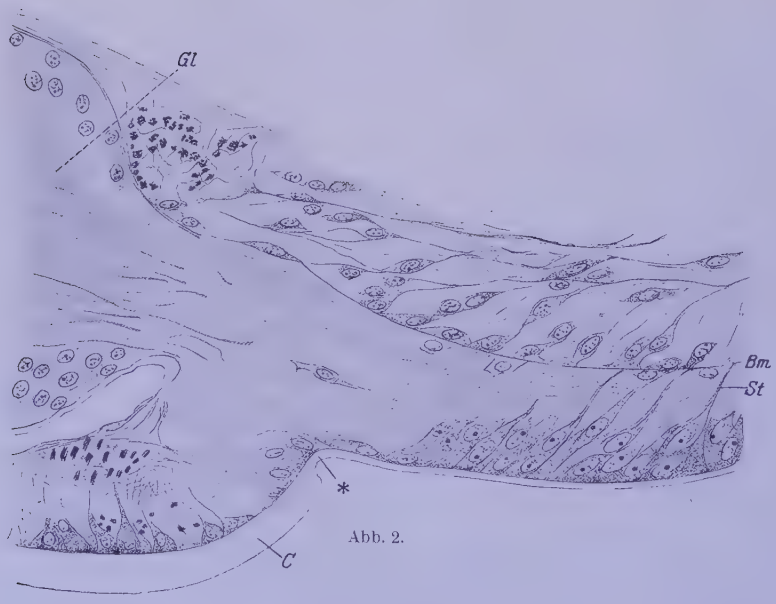

Abb. 2.

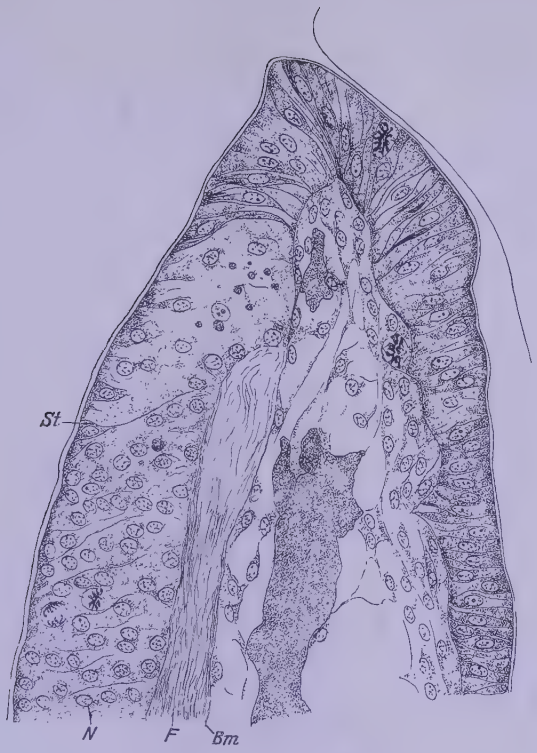

Abb. 3.

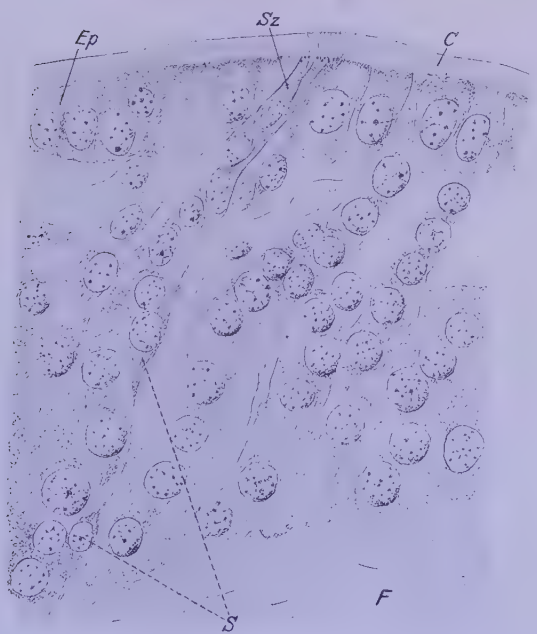

Abb. 4.

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.

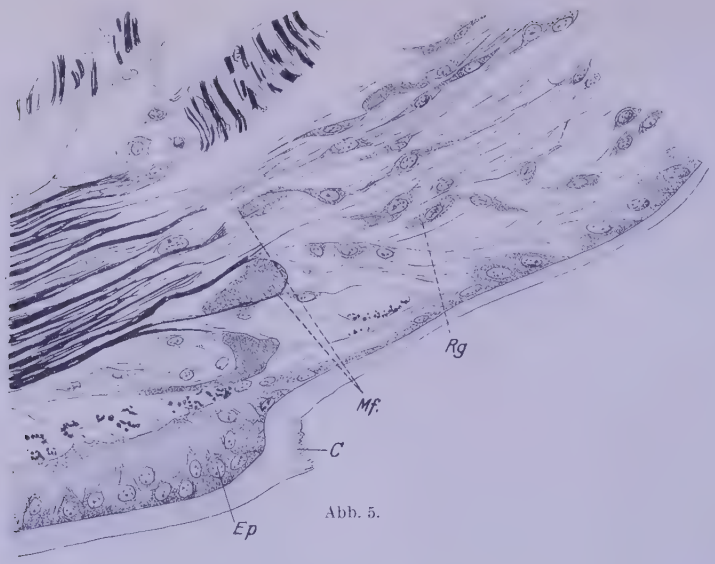

Abb. 5.

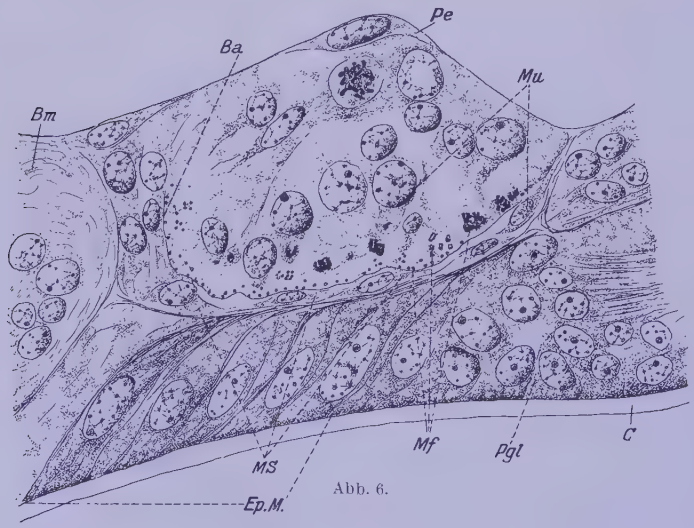

Abb. 6.

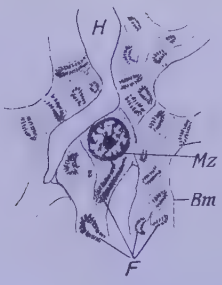

Abb. 7.

Pflugfelder.

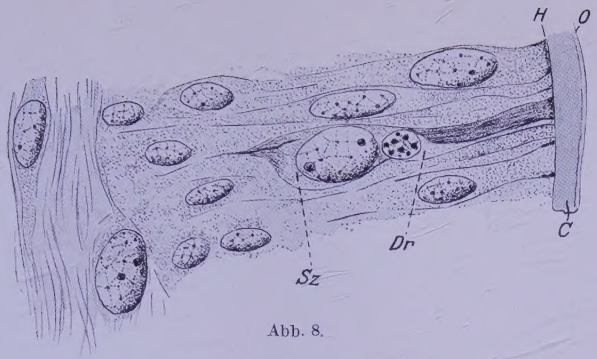

Abb. 8.

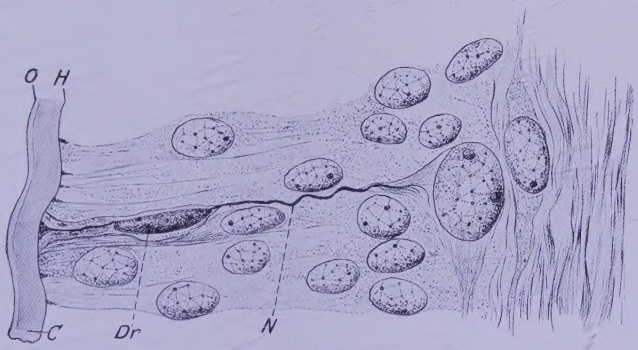

Abb. 9.

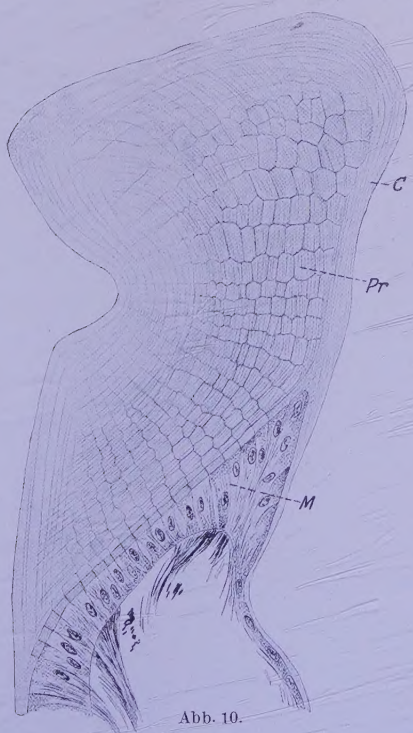

Abb. 10.

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig.